Botanik

Untersuchungen über den Wärme- und Wasserhaushalt von *Myrmecodia* und *Hydnophytum*

Ein Beitrag zur Biologie der phanerogamen Epiphyten

Inaugural-Dissertation

der

Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwigs-Maximilians-Universität München

vorgelegt von

Ludwig Spanner

Mit 16 Textfiguren

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1939

Botanik

Untersuchungen über den Wärme- und Wasserhaushalt von *Myrmecodia* und *Hydnophytum*

Ein Beitrag zur Biologie der phanerogamen Epiphyten

Inaugural-Dissertation

der

Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwigs-Maximilians-Universität München

vorgelegt von

Ludwig Spanner

Mit 16 Textfiguren

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1939

Berichterstattung: Prof. von Faber

Tag der mündlichen Prüfung: 20. Dezember 1938

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus den Jahrbüchern für wissensch. Botanik. Bd. 88, Heft 2, 1939
Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin
Druck von E. Buchbinder (H. Duske) G.m.b.H. in Neuruppin
Printed in Germany

Untersuchungen über den Wärme- und Wasserhaushalt von *Myrmecodia* und *Hydnophytum*[1]).

Ein Beitrag zur Biologie der phanerogamen Epiphyten.

Von

Ludwig Spanner.

Mit 16 Textfiguren.

Einleitung.

Über die Physiologie und Ökologie der epiphytischen Rubiaceen-Gattungen *Myrmecodia* und *Hydnophytum* ist sehr wenig bekannt. Daher schien eine Untersuchung ihres Wärme- und Wasserhaushalts vielversprechend. Daraus mußten sich wichtige Erkenntnisse über ihr Verhältnis zur Umwelt, d. h. über ihre Anpassungen an ihren Lebensbereich, als ein Beitrag zur Physiologie der phanerogamen Epiphyten ergeben.

Die epiphytischen Myrmecodien sind nach dem, was wir bis heute über sie wissen, von Bodenpflanzen abzuleiten. Die natürlichen Bedingungen, unter denen sie leben, sind aus Schimper-von Faber (1935) zu entnehmen; es gelang mir, sie im Gewächshaus weitgehend einzuhalten. Um Wiederholungen zu vermeiden, möchte ich in dieser Hinsicht auf die Arbeit von Hartenburg (1937) verweisen. Als Versuchspflanzen dienten: *Myrmecodia platytyrea* Beccari, *M. echinata* Gaudich. und *Hydnophytum formicarium* Jack. Für die Untersuchung des Wärme- und Wasserhaushalts war die genaue Kenntnis ihres Blattbaues unerläßlich. Die Blätter aller drei Arten werden infolge des Besitzes eines Wassergewebes allgemein als xeromorph bezeichnet. Fig. 1 zeigt einen Blattquerschnitt von *M. platytyrea* und Fig. 2 einen solchen von *Hydnophytum formicarium*, beide von einjährigen Blättern. Die Blätter der ersteren sind mesomorph, die des letzteren xeromorph. *M. echinata* nimmt

1) Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München aus dem pflanzenphysiologischen Institut daselbst.

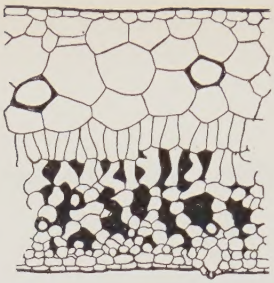

Fig. 1. *Myrmecodia platytyrea*, altes Blatt, quer. 160 ×.

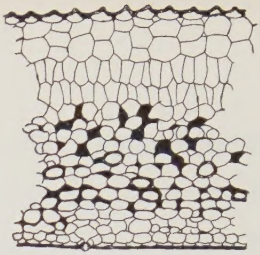

Fig. 2. *Hydnophytum formicarium*, altes Blatt, quer. 160 ×. Kutikula, Steinzellen und Interzellularen in beiden Figuren schwarz.

eine Zwischenstellung ein. Für die weitere Betrachtung ist das Hervortreten xerophytischer Merkmale bei *Hydnophytum* gegenüber *Myrmecodia*, sowie die anatomische und morphologische Verschiedenheit ökologisch gleichwertiger Pflanzen festzuhalten.

Abschnitt I.

Untersuchungen über den Wärmehaushalt.

Die durch den Stoffwechsel in der Pflanze erzeugten Wärmemengen sind so gering, daß sie praktisch gegenüber der durch die Einstrahlung verursachten Temperaturzunahme der Pflanzengewebe nicht hervortreten. Diese Erwärmung scheint in den Tropen zu einer Gefahr für die Pflanzen werden zu können; daher müssen dort Einrichtungen getroffen werden, extreme Temperaturen zu unterbinden. Drude sieht solche in: 1. hellem Periderm als schützendem Mantel und schlechtem Wärmeleiter, 2. der Stellung der Blätter und Achsen senkrecht zum Horizont, 3. der Oberflächengestaltung bei Sukkulenten, 4. hellen Flecken und lufthaltiger Behaarung als Reflektoren, 5. Warzen und Dornen als Ausstrahlern. Für die Blätter ist eine Schutzmöglichkeit in erster Linie in ihrer Stellung gegeben: Rettig hält die Schräg- bis Senkrechtstellung der Myrmecodien-Blätter für einen solchen Schutz.

Im allgemeinen nimmt man an, daß die Blattemperaturen die der Luft um 2—4° C übersteigen. Bisher hat man meist nur auf die Temperaturen bei den Sukkulenten geachtet. Auf Java ist der tägliche Gang der Insolationstemperaturen folgender: Ihr Maximum fällt das ganze Jahr über auf den Vormittag, im Mittel 48° C um 10 Uhr. Oft folgt ihm nachmittags von 14—15 Uhr ein kleines sekundäres Maximum. In der mir zugänglichen meteorologischen Literatur über Malesia habe ich keine höheren Einzelwerte als 47° C gefunden.

Besonders die in Blättern infolge der Insolation auftretenden Temperaturen haben seit langem Interesse erweckt. Über die Blattemperaturen in der Regenwaldzone finden wir bei Huber (1935, S. 119), daß „im Gebiet des tropischen Regenwaldes die Beobachtungen noch zu lückenhaft sind, als daß man sich daraus ein Bild vom Typischen machen könnte". Sicher ist, daß selbst in nichtsukkulenten Blättern sehr hohe Temperaturen vorkommen. Messungen auf Java haben ergeben, daß Blattemperaturen von 48—52° C in der Trockenzeit nicht selten sind. Die Temperatur der Unterseite bei Blättern mit Hypoderm ist 5—7° C

tiefer als bei solchen ohne Wassergewebe. Das Hypoderm erfüllt also eine wichtige Rolle als Schutzgewebe gegen zu starke Erwärmung (Schimper-v. Faber, 1935, S. 358; Tabulae Biologicae V, S. 593). Der Einfluß der Verdunstung und des Windes bleibt weit hinter dem der Lufttemperatur sowie vor allem der Strahlung zurück und kann nach Schratz & Fritzsche (1932, S. 441) fast vernachlässigt werden. Dies gilt auch für meine Versuche.

Über die Insolationstemperaturen der *Myrmecodia*-Knollen hat bereits Miehe mit Quecksilberthermometern Untersuchungen anstellen lassen. Er wollte durch solche Untersuchungen die Kondensationstheorie Karstens und die Kühlisolatorentheorie Rettigs entkräften. Die Messungen sind aber nicht mit der nötigen Vorsicht und Genauigkeit durchgeführt worden.

Ich habe daher diese Versuche mit Thermoelementen und Quecksilberthermometern wiederholt.

Die Messungen wurden mit abgeplatteten Thermonadeln unter Einhaltung der notwendigen Vorsichtsmaßnahmen durchgeführt. Die Einstiche erfolgten an der Blattunterseite hinter einem Schattenschirm. Die Pflanzen wurden alsdann sofort an den besonnten Platz zurückgestellt. Die Ausschläge wurden an einem geeichten Galvanometer von Hartmann & Braun, Marke „Mirravi", mit Zeiger- und Spiegelablesung (1 Skalenteil $= 1 \times 10^{-6}$ A $= 2^0$) abgelesen. Die große Trägheit dieses Instrumentes war ein Nachteil. Wie man aus Fig. 3 entnehmen kann, sind die Temperaturen der Blattunterseite höchstens um 3—4° C höher als die der Luft. Das Schließen der Spaltöffnungen wirkt sich in einer kleinen Temperaturerhöhung aus. Auffallenderweise sind die Temperaturen der Blätter von *Hydnophytum* durchschnittlich etwas höher als die von *Myrmecodia*, wohl infolge des xeromorpheren Baues und des weniger entwickelten Wassergewebes bei dem ersteren. Beträchtliche Temperaturunterschiede konnte ich aber nicht wahrnehmen.

Zugleich mit den Knollen von *Myrmecodia* und *Hydnophytum* habe ich die Insolationstemperaturen bei einer *Opuntia*, einem *Cereus* und einer Kartoffelknolle beobachtet, die am selben Platz standen.

Alle untersuchten Pflanzen befanden sich 60 cm unter dem Glasdach. Die Versuche fanden sowohl unter beschattetem, wie unter unbeschattetem Glasdach statt. Im unbeschatteten Haus stiegen die Insolationstemperaturen an sonnigen Tagen bis 52° C; bei 47° C am Schwarzkugelthermometer zeigten die Blätter von *Myrmecodia* und *Hydnophytum* bereits Verbrennungserscheinungen. Die Innentemperaturen wurden in der Schattenseite der Organe, die Oberflächentemperaturen an der besonnten Seite, jedoch hinter einem Schirm gemessen. Nach der Messung wurden die Pflanzen sofort an ihren alten Platz zurückgestellt. Die Quecksilberthermometer blieben dauernd in den Pflanzen stecken, die Oberflächenmessungen erfolgten mit flacher Thermonadel 1—2 mm unter der Epidermis. Alle Pflanzen wurden gleichmäßig in der Sonne aufgestellt, mit den Thermometern an der Schattenseite (keine Drehung mit der Sonne).

Die Ergebnisse der zahlreichen Versuche seien kurz geschildert (vgl. Fig. 4*a* und *b*). Sie geben Aufschluß über die klimatischen Bedingungen und das Verhalten der einzelnen Pflanzen. Fig. 4 lehrt, daß sich die dunkeln Knollen entsprechend den Strahlungsgesetzen schneller und höher erhitzen, besonders die schwarzbraunen Knollen von *Hydnophytum*, während der grüne, weißflaumige *Opuntia*-Sproß nachhinkt. Die Insolationstemperaturen folgen aber fast genau

der Strahlung und zeigen hiermit, daß die Erwärmung der pflanzlichen Gewebe ein rein physikalischer Vorgang ist. Die Insolationstemperaturen selbst sind völlig normal. Fig. 4*a* und *b* lassen klar hervortreten, daß die Oberflächentemperaturen parallel mit der Strahlung ihren höchsten Punkt erreichen. Die Innentemperaturen dagegen folgen mit einigen Stunden Verspätung.

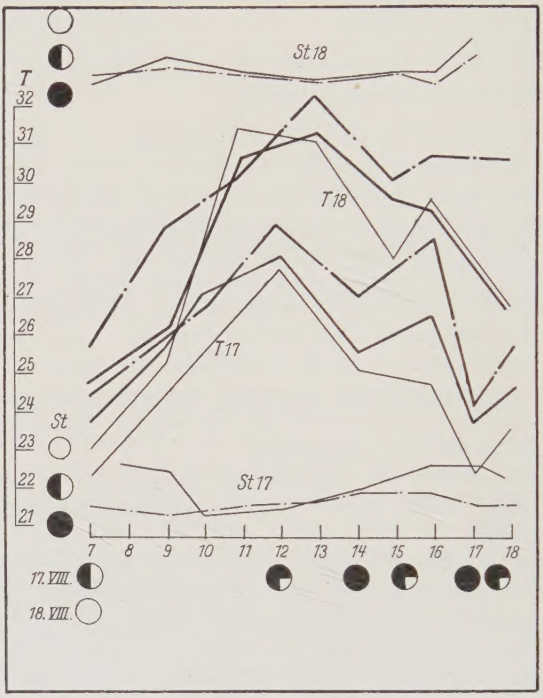

Fig. 3. Blattemperaturen vom 17. VIII. 37, nicht schattiert, und 18. VIII. 37, schattiert. ——— = *Myrmecodia platytyrea*. —·—·— = *Hydnophytum formicarium*. *T* = Temperatur in ⁰ C. *St* = Stomataapertur.

Immerhin fällt wieder die bedeutend höhere Innentemperatur von *Hydnophytum* auf. Seine Oberfläche erwärmt sich nicht so stark, wie man glauben möchte, da die Ausstrahlung bald einsetzt. Die Insolationstemperaturen sind aber ebensowenig außergewöhnlich wie bei den einzelnen untersuchten Pflanzen die geringen Temperaturunterschiede, die schon aus morphologischen Gründen ohne weiteres verständlich sind. Es sind keine für *Myrmecodia* und *Hydnophytum* spezifischen Eigentümlichkeiten bemerkbar. Die

Temperaturen in den Knollen bleiben im allgemeinen von 6—8 Uhr 2—3 ° C hinter der Außentemperatur zurück; mittags kehrt sich das Verhältnis um; im Inneren treten Übertemperaturen von 7 bis 8 ° C auf. Bis zum nächsten Morgen ist alsdann neuerdings eine Untertemperatur von $^1/_2$—1 ° C gegenüber der Lufttemperatur er-

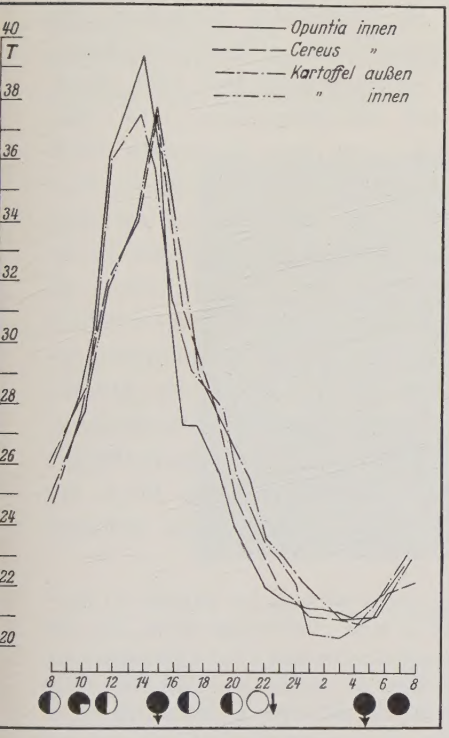

Fig. 4 *a*.

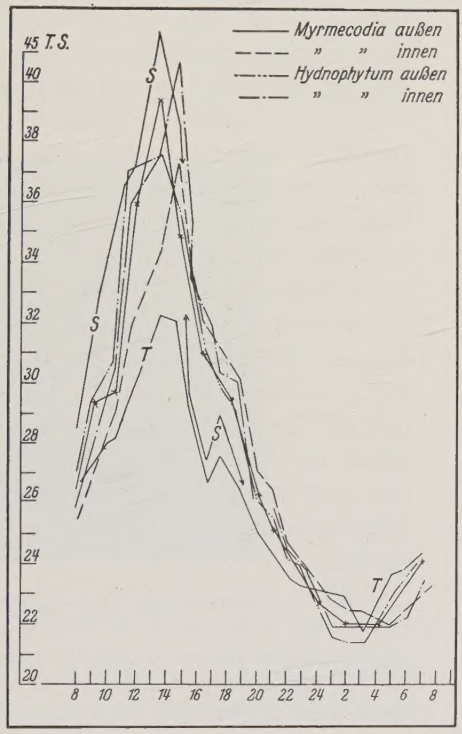

Fig. 4 *b*.

Fig. 4 *a* und *b*. Temperaturen in der Knolle und an der Oberfläche einer *Myrmecodia platytyrea*, *Hydnophytum formicarium* und einer Kartoffel sowie im Inneren einer *Opuntia* und eines *Cereus* am 13. VII. 1937, nicht schattiert. *L* = Lux in 1000. *S* = Strahlungstemperatur am Schwarzkugelthermometer. *T* = Schattentemperatur.

reicht. Die Unterschiede zwischen Innen- und Oberflächentemperatur betragen 5—6 ° C; Miehe erhielt etwas höhere Werte, da er mit größeren Knollen gearbeitet hat. Die Temperaturunterschiede sind aber zu gering, um der Kondensationstheorie Karstens oder der Kühlisolatorentheorie Rettigs eine ökologische Bedeutung beimessen zu können, noch dazu, wenn man die dauernd vorhandene Bewegung der Atmosphäre berücksichtigt.

Abschnitt II.

Die Ernährung der Pflanzen in Nährlösungen.

Während die CO_2- und O_2-Konzentrationen für die gesamte Regenwaldregion im großen und ganzen gleich sind, ist die Beschaffenheit des Substrates für die Pflanzen ganz verschieden. Bereits Miehe hat die Epiphyten als Humikolen bezeichnet, die ihre Nahrung aus wenig aufgeschlossenen Stoffen aufnehmen müssen. Mit der fehlenden Nitrifikation am Epiphytenstandort geht meist, z. B. bei Orchideen, Ericaceen und Melastomaceen, eine Pilzsymbiose einher. Soweit eine solche und eine bakterielle Oxydation des Luftstickstoffs fehlen, ist im Substrat mit einem Vorherrschen des NH_4^+-Ions gegenüber dem NO_3^--Ion zu rechnen. Infolgedessen müßten wir die Epiphyten zusammen mit den Hochmoorpflanzen und z. T. mit den Ruderalpflanzen (Marthaler) als Ammoniakpflanzen bezeichnen. Eine Klärung dieser Frage erschien wichtig. Nachdem von Kalchschmid die von Miehe beschriebene Pilzvegetation im Inneren der Myrmecodienknollen als Zufallsprodukt geklärt worden ist, kommen für die Stickstoffaufnahme, selbst bei einer Nährsalzabsorption durch die Knollenoberfläche, nur noch die Wurzeln in Frage. Eine Klärung über die Form der Aufnahme des Stickstoffs konnte also von Nährlösungen erwartet werden.

Eine $^1/_5$ Normal Knop-Hiltner-Lösung, hergestellt nach den Angaben bei Marthaler (1937, S. 81), war für die Pflanzen noch zu stark. Vorversuche zeigten, daß eine $^1/_{10}$ Normallösung mit einer Wasserstoffionenkonzentration zwischen 4 und 5 am geeignetsten war. Im alkalischen Bereich, von pH 7,7 ab, gingen die Myrmecodien zugrunde. Junge Myrmecodien von der Größe, die in Fig. 5 mit „Stamm" bezeichnet ist, wurden zu je 4 in 1-Litergefäßen mit $^1/_{10}$ n Knop-Hiltner Nährlösung in zwei Reihen kultiviert. Die eine Versuchsreihe enthielt den Stickstoff als Nitrat, die andere als Ammoniumsalz.

Alle Pflanzen waren vor Versuchsbeginn gleich alt und saßen auf demselben *Polypodium*-Stamm. Schon nach kurzer Zeit zeigte sich, daß die NH_4-Pflanzen ihre dunkelgrünen Blätter beibehielten, und daß die Wurzeln stark weiterwuchsen, während die NO_3-Pflanzen eher einen chlorotischen Eindruck machten; ihre Wurzeln wurden braun und starben zum Teil ab. Im allgemeinen machten die Nitratpflanzen einen xeromorphen Eindruck; sie bildeten kleinere Blätter, weniger Luftwurzeln, stärkere Korkschichten und drahtigere Wurzeln. Bereits Kalchschmid hat die Beobachtung gemacht, daß der Kork bei Myrmecodien, die auf stickstoffreien Nährböden gezogen wurden, stärker ausgebildet wird, und daß die Blätter kleiner

bleiben als bei normaler Ernährung. Die auf *Polypodium*-Wurzelballen gezogenen Vergleichspflanzen „Erde" zeigten die Größenverhältnisse der Ammoniumpflanzen, besonders ihrer Blätter. Die Größe der Knollen nimmt eine Mittelstellung ein (Fig. 5). Diese Beobachtungen zwingen zu folgenden Feststellungen. 1. Bei gleicher Konzentration und gleichem pH wirkt das NO_3-Ion ähnlich wie stickstoffreier Nährboden. 2. Von dem Polypodiumstamm in NO_3-Lösung gebrachte Pflanzen erleiden einen deutlichen Schock, während NH_4-Pflanzen weiterwachsen. 3. Ammoniakpflanzen zeigen das Aussehen der „Erdpflanzen". Wir kommen hiermit zu dem Schluß,

Fig. 5. Nährlösungsversuche, siehe Text.

daß die Myrmecodien dem NH_4-Ion angepaßt sind oder es bevorzugen und daher als Ammoniakpflanzen zu bezeichnen sind.

Um sicher zu gehen, daß es sich nicht nur um ein kurzes Entwicklungsstadium handelt, in dem das NH_4-Ion vorgezogen wird, wurden am 15. V. 1937 Samen auf sterilem Torfmull ausgesät, und ihre Keimlinge am 11. VIII. 1937 in Nährlösung gebracht. Auch diese kleinen Pflanzen zeigten schon nach kurzer Zeit das geschilderte Aussehen. Dabei war es aber wieder außerordentlich wichtig, den pH in beiden Lösungen auf gleicher Höhe (um 4,5) zu halten, da die NO_3-Lösung meist etwas alkalischer reagierte, und da vielleicht schon dadurch ein schlechteres Wachstum hätte auftreten können. Ich hielt daher bei allen Lösungen den pH durch Zugabe von H_2SO_4 zwischen 4 und 4,5 konstant. 1938 setzte ich solche Versuchsreihen mit verschieden alten Pflanzen von *Myrmecodia*

platytyrea, *M. echinata* und *Hydnophytum formicarium* an. Alle Versuche lieferten bereits nach 4 Wochen die geschilderten Ergebnisse.

Abschnitt III.

Untersuchungen über die osmotischen Werte von *Myrmecodia* und *Hydnophytum*.

Die osmotischen Werte geben mit den besten Aufschluß über den Wasserhaushalt; daher sollen sie meinen weiteren Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Myrmecodien vorangestellt werden. Von deren osmotischen Werten, wenigstens in Gewächshäusern, kann ich ein abschließendes Bild geben. Ich habe sie mit der kryoskopischen und grenzplasmolytischen Methode gemessen; dabei erhielt ich die gleichen Werte, wohl infolge der gleichen Beschaffenheit der untersuchten Gewebe. Die Atmosphärenwerte sind nach Walter berechnet (1931, S. 160—162). Die Zuckerlösungen wurden in Stufen von 0,1 mol benutzt, da ich hiermit nur die kryoskopisch genau ermittelten osmotischen Werte nachprüfen wollte.

Tabelle 1.

Übersicht über den Blattbau von *Myrmecodia platytyrea* Becc. und *Hydnophytum formicarium* Jack.

Organ	*Myrmecodia*	*Hydnophytum*
Kutikula, oben	dünn	dick
Kutikula, unten	dünn	dick
Obere Epidermis	1schichtig, groß	1schichtig; Papillen
Wassergewebe	3—4schichtig, groß	2—3schichtig; klein
Palisadenzellen	1schichtig	2schichtig
Schwammparenchym	bis 9schichtig, locker	bis 11schichtig; dicht
Untere Epidermis	2schichtig, mittelgroß	2schichtig, größer
Stomata	130/mm², hypostomatisch	170/mm², hypostomatisch
Nerven	dichtes Netz	dünnes Netz
Blattgröße	3—4mal größer als bei *Hydnophytum*	
Blattdicke	$^1/_2$ so dick wie bei *Hydnophytum*	
Interzellularen	viel	wenig
Steinzellen	viel	wenig
Trockengewicht % d.Frischgewichts	10—15 %	25—30 %
Wassergehalt % d. Frischgewichts	85—90 %	70—75 %
Aschengewicht % d. Frischgewichts	0,5—0,8 %	1—1,5 %
Frischgewicht/Fläche g/dcm²	0,5	0,42
Trockengewicht/Fläche g/dcm²	0,07	0,13
Wassergehalt/Fläche g/dcm²	0,3	0,4

Wie Harris (1918), Senn (1913/14) und Blum (1933) gezeigt haben, besitzen die Epiphyten meist niedrige osmotische Werte.

Meine Messungen an *Myrmecodia* und *Hydnophytum* ergaben ebenfalls solche Werte, die aber entsprechend den morphologischen Befunden für beide Gattungen verschieden hoch sind. Fig. 7 zeigt in Diagrammen die osmotischen Minimal- und Maximalwerte der einzelnen Pflanzen und ihrer Teile, Fig. 6 in den Rechtecken die grenzplasmolytischen und, mit Kreuzen eingezeichnet, die an 10 *Myrmecodia*- und 7 *Hydnophytum*-Pflanzen kryoskopisch ermittelten Werte bei normaler Wassersättigung. Von *M. echinata* stand nur

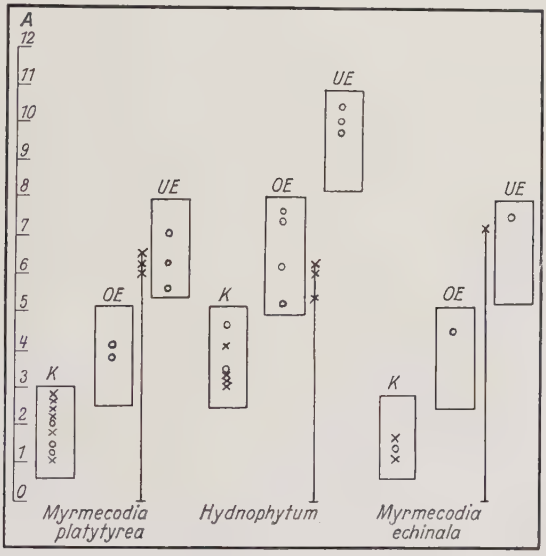

Fig. 6. Osmotische Werte in Atmosphären (*A*). In den Rechtecken osmotische Bereiche der einzelnen Teile. *o* = grenzplasmolytisch ermittelte Werte. *x* = kryoskopisch ermittelte Werte. *K* = Knolle. *OE* = obere, *UE* = untere Epidermis des Blattes.

eine Pflanze zur Verfügung. Alle Pflanzen waren möglichst gleich groß, gleich alt und gleich an Wassersättigung und wurden morgens bearbeitet. Kontrollen an jungen und alten Pflanzen und zu verschiedenen Tageszeiten ergaben die gleichen Mittelwerte. Die Minimal- und Maximalwerte liegen bei *Hydnophytum* nahe beieinander, bei *Myrmecodia* dagegen weit auseinander, entsprechend den niedrigeren Werten. Für Epiphyten, die an so sonnigen Stellen wachsen wie die Myrmecodien, ist die Fähigkeit, das Wasser zurückzuhalten, von großer Bedeutung. Dies kann durch eine Erhöhung des osmotischen Wertes geschehen. Die mengenmäßige Erfassung dieser Befähigung wird ermöglicht durch die Bestimmung

des osmotischen Mittelwertes beim Anwelken unter Berücksichtigung des eingetretenen Wasserverlustes. Dabei zeigt sich, daß die Knollen der untersuchten Pflanzen die Fähigkeit zur Erhöhung der Zellsaftkonzentration wohl besitzen, daß eine solche Erhöhung aber erst bei *Hydnophytum* ausgeprägt ist und hier Werte bis zu 14 Atmosphären (Fig. 7) erreicht.

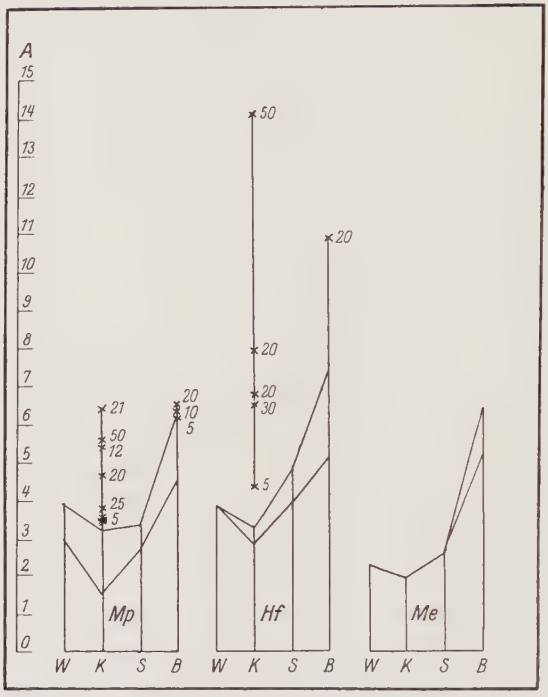

Fig. 7. Osmotische Minimal- und Maximalwerte, kryoskopisch ermittelt, in Atmosphären (*A*). *W* = Wurzel. *K* = Knolle. *S* = Stamm. *B* = Blätter. *x* = Werte nach Wasserverlust in % des Frischgewichts. Verlust aus der angegebenen Zahl zu ersehen. *Mp* = *Myrmecodia platytyrea*. *Me* = *Myrmecodia echinata*. *Hf* = *Hydnophytum formicarium*.

Unter natürlichen Verhältnissen ging aber der Wasserverlust an drei aufeinanderfolgenden heißen und regenlosen Tagen über 15 % des Frischgewichtes nicht hinaus. Ähnlich sind die Verhältnisse bei den Blättern. Während die *Myrmecodia*-Blätter den osmotischen Wert nur wenig zu erhöhen vermögen (sie rollen sich bereits bei 15 % Wasserverlust), haben *Hydnophytum*-Blätter dieses Vermögen in hohem Maße. Bedingt wird dies neben dem anatomischen Bau (Fig. 1 und 2) durch die von Natur aus höhere Zell-

saftkonzentration und den hiermit erleichterten Wassernachschub aus der Knolle, sowie durch die geringere Transpiration.

Tabelle 2 gibt eine kleine Auswahl von osmotischen Werten für einige Epiphyten wieder. Die von Senn stammenden, von ihm in mol KNO_3 angegebenen Werte habe ich in Atmosphären nach Walter umgerechnet. Während er die Werte an Gewächshauspflanzen bestimmt hat, stammen die Werte Blums aus Java. Aus der großen Zahl der bei den erwähnten Autoren angeführten osmotischen Werte greife ich nur einige für bestimmte Pflanzengruppen besonders charakteristische heraus. Bei den einzelnen öko-

Tabelle 2.

Osmotische Werte von einigen Epiphyten und Sukkulenten in Atmosphären. (Ausgewählte Werte aus den Arbeiten von Senn, Blum, Walter und Spanner.) At. = Atmosphären, g = grenzplasmolytische, k = kryoskopische Methode.

Name (Organ)	At.	Methode	Autor
Phalaenopsis, fleischige Blätter; Epidermis . . .	5,8	g	Senn
Dendrobium crumenatum, Stengelknollen; Epidermis	10,1	g	Senn
Dendrobium luxurians, dicke Blätter; obere Epidermis	8,0	g	Blum
Cyclophorus, fleischige Blätter; Epidermis	7,6	g	Senn
Coelogyne Swaniana, Stengelknollen; obere Epidermis	11,9	g	Blum
Dendrobium erectifolium, dünne Bl.; obere Epidermis	16,0	g	Blum
Lycopodium Phlegmaria, dünne Bl.; obere Epidermis	13,0	g	Senn
Hymenolepis spicata, ledrige Blätter; Epidermis. .	14,6	g	Senn
Polypodium Heracleum, dünne Blätter; Epidermis	18,1	g	Senn
Drynaria quercifolia, dünne Blätter; Epidermis .	19,3	g	Senn
Drynaria quercifolia, dünne Blätter; Epidermis .	23,4	g	Blum
Platycerium bifurcatum, Blätter; Epidermis	7,4	g	Blum
Vittaria elongata, Blätter; obere Epidermis . . .	11,1	g	Blum
Asplenium nidus, Blätter; obere Epidermis . . .	8,1	g	Blum
Myrmecodia platytyrea, mit Wassergewebe; obere Epidermis	3,95	g, k	Spanner
Myrmecodia platytyrea, ohne Wassergewebe; untere Epidermis	6,2	g, k	Spanner
Hydnophytum formicarium, mit Wassergewebe; obere Epidermis	6,6	g, k	Spanner
Hydnophytum formicarium, ohne Wassergewebe; untere Epidermis	10,2	g, k	Spanner
Myrmecodia platytyrea; Knolle	1,7	g, k	Spanner
Hydnophytum formicarium; Knolle	3,7	g, k	Spanner
Pachycereus Pringlei, Riesenkaktus	4,2—6,2	k	Walter
Mamillaria Grahami, Kugelkaktus	4,8—5,8	k	Walter
Echinocereus rigidissimus, Kugelkaktus	8,10	k	Walter

logischen Gruppen sind sie, soweit annähernd gleiche morphologische und anatomische Verhältnisse vorliegen, von ungefähr gleicher Höhe. Senn (1913, S. 182) kommt zu dem Schluß, daß die dickblättrigen oder sonst mit wasserspeichernden Organen ausgerüsteten Epiphyten keinen höheren osmotischen Wert haben als die am gleichen Ort wachsenden Bodenpflanzen. Die Differenzen zwischen Epiphyten und Bodenpflanzen betragen bis zu 12 Atmosphären. Dagegen erreicht der osmotische Wert der dünnblättrigen Epiphyten sogar im feuchten Urwald fast dieselbe Höhe wie in freistehenden Bäumen, z. B. *Anona muricata*. Daß die Sukkulenten meist niedrige osmotische Werte aufweisen, haben z. B. Fitting (1911, S. 220 und 247) und Walter (1936) eingehend nachgewiesen. Blum findet es vor allem auffallend, daß epiphytische Orchideen an sonnigen Standorten ähnlich niedrige Werte wie Vertreter feuchter besitzen und sich den Sukkulenten nähern. Blum kommt zur gleichen Ansicht wie Senn; auch die Übereinstimmung der gefundenen osmotischen Werte ist befriedigend. Sie zeigt vor allem, daß Regenwaldpflanzen, die in Gewächshäusern gezogen werden, ihre Werte beibehalten. Harris (1918, S. 506) findet: „Der osmotische Wert der Epiphyten ist kleiner als der der Erdpflanzen". Die von mir bestimmten osmotischen Werte von *Myrmecodia* und *Hydnophytum* zeigen große Übereinstimmung besonders mit den bei sukkulenten Formen ermittelten Werten (Tab. 2), welche die genannten Autoren mit verschiedenen Arbeitsweisen in drei verschiedenen Erdteilen an zahlreichen Epiphyten bestimmt haben.

Wenig bekannt ist bisher über das Verhalten der Epiphyten bei Wasserverlust und mangelnder Wasserzufuhr. Kommen die Einschränkungen des Wasserverbrauchs durch Spaltenschluß und durch die alsdann in verstärktem Maße in Kraft tretenden xeromorphen Einrichtungen zustande oder beruhen sie in erster Linie auf Erhöhung der Zellsaftkonzentration? Oder aber, tritt zunächst das bekannte Wasserdeplazement und Abwerfen stark transpirierender Teile ein? Auf Grund der bekannten und meiner Untersuchungen kann man darüber wohl ohne voreilige Verallgemeinerung sagen: 1. Die charakteristischen phanerogamen Epiphyten gehören fast ausschließlich der Regenwaldzone an. Sie können daher natürlich nie in Gefahr zu großer Wasserverluste, wie z. B. die Wüstensukkulenten, kommen. Um solche zu verhindern, genügen die Transpirationsregulierung und anatomische Einrichtungen. 2. Eine

Notwendigkeit höherer Steigerung der osmotischen Werte ist daher nicht gegeben. Eine solche über das 2–3fache des Normalwertes ist als nicht normal anzusehen. 3. Die Fähigkeit zur Erhöhung der Zellsaftkonzentration ist innerhalb der normalen, halbsukkulenten und sukkulenten Epiphyten verschieden ausgebildet, sogar in den einzelnen Organen. Sukkulente Epiphyten besitzen sie fast nicht; der Anstieg ist bei ihnen physikalisch durch Eindicken des Zellsaftes, aber nicht physiologisch erklärbar.

Bei *Hydnophytum* fällt auf, daß die Fähigkeit, den osmotischen Wert zu steigern, besonders seiner Knolle eigen ist, ferner daß auch bei voller Wassersättigung die osmotischen Mittelwerte in allen Organen höher liegen als bei *Myrmecodia*.

Blum ist der einzige, der Saugkraftwerte von Epiphyten mitteilt. Meine Untersuchungen in dieser Richtung sind nicht zahlreich. Die mit der Streifenmethode gewonnenen Ergebnisse genügen jedoch, um zu zeigen, daß im Urwald osmotischer Wert und Saugkraft einander ähnlich sind (8—12 Atmosphären bei *Myrmecodia* und *Hydnophytum*), was schon Blum festgestellt hat.

Die Bodensaugkräfte sind an epiphytischen Standorten gering; sie sind beschränkt auf fast rein kapillare Vorgänge. Von großer Bedeutung im Leben der Pflanze ist die Wasserstoffionenkonzentration des Substrates und der Gewebe. Kolkwitz hat gezeigt, daß der pH des Regenwassers in den Tropen 5,8, der des Urwaldbodens 5,6—5,9 ist. Der pH im Boden wechselt meist stark. In der Region der Epiphyten ist er ziemlich beständig, da der Humus der Epiphytenstandorte meist die gleiche Herkunft und Zusammensetzung besitzt. In München werden die Epiphyten im allgemeinen auf *Polypodium*- und *Asplenium*-Wurzelballen gezogen, auch auf Torfmull oder *Sphagnum* können sie zeitweilig leben. Der pH aller dieser Böden liegt im sauren Bereich. Die Nester von *Asplenium nidus* haben nach Kolkwitz einen pH von 4,4. Meine Messungen ergaben Werte, die sich durchgehend im sauren Bereich, zwischen pH 4 und 5, bewegen. Die rein wasserspeichernde Natur der Knolle geht auch aus den niedrigen pH-Werten hervor.

Abschnitt IV.

Die Wasseraufnahme durch die Blätter.

Eine Wasseraufnahme durch oberirdische Organe ist bei bestimmten ökologischen Gruppen, besonders bei Pflanzen extremer Klimate sicher bekannt (Literaturübersicht bei Wetzel, 1924). Sie ist ein wirksames Mittel zu schnellem Wassergewinn. Vorbedingungen

dafür sind dazu geeignete Organe oder Epidermen; weiter Wassergewebe zur Aufbewahrung und Transpirationsschutz zur möglichsten Haltung des Wassers. Soweit eine Absorption allein durch die Oberfläche der Blätter in Frage kommt, steht sie in scharfem Gegensatz zur xeromorphen Ausbildung; bei Pflanzen mit gefährdetem Wasserhaushalt müssen doch Einrichtungen zur Wasserspeicherung und eine Dürreresistenz vorhanden sein. Transpirationsschutzeinrichtungen widersprechen aber einer Aufnahme durch die Blätter; denn leichte Wasseraufnahme muß auch leichte Abgabe im Gefolge haben.

Bei den xeromorphen Pflanzen und besonders Blättern ist eine Wasseraufnahme also in der Regel nicht anzunehmen und nicht vorhanden, wenn nicht anatomisch erkennbare Organe sie ermöglichen. Bei hygromorphen oder mesomorphen Typen ist die Aufnahme, wenn überhaupt vorhanden, dagegen durch den Blattbau und nicht durch besondere Organe bedingt.

Dabei möchte ich betonen, daß hier nur die Rede von einer Aufnahme durch spaltöffnungsfreie Flächen oder unter Ausschluß der Stomata sein kann. Ich verweise auf die Ergebnisse von Wetzel (1924, S. 234), der durch Versuche festgestellt hat, daß die Stomata an der Wasseraufnahme nicht beteiligt sind. Sehr wertvoll war für mich die Arbeit von Krause (1935), da hierin Versuche mit Sukkulenten und Epiphyten gemacht worden sind. Die wichtigsten Ergebnisse von Krause sind folgende (S. 268): „Bei Pflanzen mit geringer kutikulärer Transpiration scheint auch die Wasseraufnahme untergetauchter Blätter gering zu sein. Was die ökologische Bedeutung der Wasseraufnahme für diese Pflanzen anbelangt, so ist wohl anzunehmen, daß sie in ihrem Wassergewebe genügenden Vorrat an Wasser haben, so daß sie nicht genötigt sind, die geringe Wasserzufuhr von oben her auszunützen, sondern auch ohne Schaden längere Zeit zuwarten können, bis sich wieder eine günstige Gelegenheit zur Auffüllung der Wasserspeicher durch von den Wurzeln zugeleitetes Wasser bietet.“ „Daraus ergibt sich, daß die Ausbildung eines Speichergewebes nicht immer mit reichlicher Wasseraufnahme durch die Blattoberfläche einhergeht, wohl aber kann dies zutreffen für Blätter, die eine starke Transpiration zeigen und mit einem Wasserspeichergewebe ausgezeichnet sind (S. 268).“ Besonders dürfte dies der Fall sein bei den Bäumen des Regenwaldes, die ja nach von Faber in den Mittagsstunden ein starkes Wasserdefizit erreichen. So besitzen nach von Faber im Regenwalde 52 von 58 Baumarten, die stark transpirieren, ein Wassergewebe.

Meine Arbeitsweise war ähnlich denen der genannten Autoren. Ich ließ die Blätter durch Transpiration meist bis zu 15—20 % Gewichtsverlust des Frischgewichtes abnehmen. Eine vorherige Aufsättigung habe ich nicht durchgeführt, da nach meinen Erfahrungen die Blätter morgens fast immer voll turgeszent waren. Nach Eintreten des gewünschten Verlustes (nach 24—74 Stunden) wurden die Blätter bis zum Stielpunkt der Lamina in destilliertes Wasser von 25—28° C getaucht und nach 2—4 Stunden (nach Abtrocknen mit Filtrierpapier, Fehlergrenze 2—5 %) mit der Torsionswage gewogen. Alsdann wurden die Blätter zur Aufsättigung meist 3 Tage in die feuchte Kammer in Wasser gestellt. Neben dieser Untersuchungsmethode führte ich mit einem einfachen Regenapparat eine Beregnung durch; die natürlichen Turgeszenzdefizite mit 2—5 % konnte ich vernachlässigen.

Bei Betrachtung der Ergebnisse (Tab. 3) ergibt sich die auffallende Tatsache, daß das xeromorphe *Hydnophytum* eine relativ stärkere Aufnahme zeigt als *Myrmecodia platytyrea*, besonders in

Tabelle 3.

Mittelwerte des Wasserverlustes und der Wasseraufnahme der Blätter von *Myrmecodia platytyrea*, *M. echinata* und *Hydnophytum formicarium*. Verlust (V) und Aufnahme (A) in % des Blattfrischgewichtes. A 2 nach 2 Stunden, A 4 nach 4 Stunden. Ws = stehendes Wasser, Wf = fließendes Wasser.

Aufnahme	*Myrmecodia platytyrea*			*Hydnophytum*			*Myrmecodia echinata*	
	V	A 2	A 4	V	A 2	A 4	V	A 2
Beiderseits in Ws	18,2	1,12	3,02	15,4	1,92	3,96	24,1	3,7
Beiderseits in Wf	17,5	**1,27**	2,93	14,0	**3,22**	5,73		
Oberseite verklebt: Ws . . .	17,3	0,1	0,12	12,0	0,52	—		
Wf . . .	20,0	1,26	2,20	12,2	0,0	—		
Unterseite verklebt: Ws . .	20,1	0,41	0,41	14,3	0,33	—		
Wf . .	12,5	0,92	0,92	14,9	**2,75**	3,45		

fließendem Wasser. Die Wasseraufnahme bei Beregnung ist im allgemeinen größer, wohl infolge der mechanischen Beanspruchung der Blätter; auch scheinen sich die Stomata bei Berieselung zu öffnen, während sie sich unter Wasser in unnatürlichen Verhältnissen befinden und geschlossen bleiben. Durch die Stomata wird kein Wasser aufgenommen, da sie infolge des Anwelkens geschlossen sind. Eine längere Tauchzeit als 2—4 Stunden halte ich nicht für angebracht. Es zeigt sich, daß innerhalb dieser Zeit von 15—20 % Wasserdefizit höchstens 3—4 %, in der Regel nur 1 %, durch die Oberflächenaufnahme ausgeglichen werden, vor allem aber, daß das Wassergewebe von oben her nicht durch Regen oder Tau gefüllt werden kann. Wenn *Hydnophytum* trotz seiner xeromorphen Ausbildung (Fig. 2) mehr Wasser aufnimmt als die beiden Myrmecodien, so kann das anatomisch durch die papillöse Epidermis oder physiologisch durch die höheren osmotischen Werte bedingt sein. Die Zahlen der Tabelle 3 lassen aber keinen Zweifel darüber, daß entsprechend der höheren kutikulären Transpiration bei *Myrmecodia platytyrea* die Wasseraufnahme anatomisch bedingt ist, während bei *Hydnophytum* eine physiologische Komponente angenommen werden muß. Ökologische Bedeutung für den Wasserhaushalt kommt der oberirdischen Wasseraufnahme durch die Blätter bei den untersuchten Myrmecodien nicht zu. Wohl aber kann sie bei *Hydnophytum* mit Rücksicht auf ihr an und für sich geringes Wassergewebe (Tab. 1) zusätzlich hervortreten. Wirksamer wird die Transpirationshemmung sein, die durch das in den Blattpapillen

zurückgehaltene Wasser eintritt. Daß diese Papillen etwas mit der Wasseraufnahme zu tun haben, möchte ich bezweifeln. Mit meiner Beobachtung über die geringe Bedeutung der oberirdischen Wasseraufnahme für die Pflanzen, besonders für die Epiphyten, des heißen Regenwaldes stehe ich nicht allein. „Schon eine einfache Gegenüberstellung von Transpirations- und Absorptionsgröße läßt erkennen, daß Pflanzen mit hohem Wasserverbrauch auf die Wurzeltätigkeit angewiesen sind. Es ist nicht nur die Langsamkeit der Aufnahme und der Weiterleitung des oberirdisch absorbierten Wassers, was eine stärkere Einflußnahme der oberirdischen Wasseraufnahmefähigkeit auf die Gesamtwasserversorgung solcher Pflanzen unmöglich macht, sondern mehr noch die Unterbrechung der oberirdischen Aufnahme infolge der Ermangelung eines der Erde entsprechenden oberirdischen Wasserreservoirs" (Wetzel, S. 244). Die Bedingungen, die Wetzel stellt, wären bei *Myrmecodia platytyrea* und *Hydnophytum* erfüllt, und trotzdem findet bei ihnen keine Aufnahme statt. Auch Delf legt der Wasseraufnahme durch die Blätter keine ökologische Bedeutung bei. Eine reichliche Absorption tritt also nur dann ein, wenn spezifische Organe dafür vorhanden sind, wie bei den Bromeliaceen und bei der Orchidee *Eria ornata*, die Saugschuppen besitzen. Besonders für die Epiphyten des tropischen Regenwaldes ist die Wasserabsorption durch die Epidermis unbedeutend. Die Wasseraufnahme erfolgt fast ausschließlich entweder durch die Wurzeln oder da, wo die Wurzeln für die Organe nicht ausreichen, durch besondere Absorptionsorgane, wie Schuppen, Schläuche oder Urnen. Daß dies auch bei den Myrmecodien der Fall ist, soll im nächsten Abschnitt bewiesen werden.

Abschnitt V.

Die Wasseraufnahme durch die Oberfläche der Knollen.

Bei den *Myrmecodia*- und *Hydnophytum*-Arten sind schon seit Treub (1883) die warzenähnlichen Organe im Inneren der Knolle bekannt. Ihre Funktion als Absorptionsorgane ist durch Treub, Karsten, Rettig, Miehe und Kalchschmid insofern nachgewiesen, als Wasser sogar im dampfgesättigten Raum von ihnen aufgesogen wird. Die anatomische Untersuchung läßt auch keinen Zweifel über die Hydropoten-Natur dieser Organe.

Ich selbst habe zahlreiche Versuche angestellt und konnte mich von der aufsaugenden Tätigkeit des Knolleninneren überzeugen. Weiter aber konnte ich feststellen, daß nicht nur Wasser, sondern auch Nährlösung (Spanner, 1938a) aufgenommen wird.

Wenn ich die Höhlen mit $^1/_2$ % LiCl-haltiger Nährlösung füllte, konnte ich nach 4—8 Tagen in den Blättern spektroskopisch einwandfrei Lithium nachweisen. Auch Versuche mit Normalrot 1 : 10000 verliefen positiv. Als ich Knollen mit 1 % Kaliumferrozyanidlösung gefüllt und 4—12 Stunden danach Schnitte durch die Hydropoten gelegt hatte, trat nach Auswaschen mit $FeCl_3$-Lösung Berlinerblau nur in den zentralen Teilen der Warzen auf, eben dort, wo die plasmareichen Zellsäulen liegen. Auch Harnstoff- und Asparaginlösung werden von den Warzen ohne Schädigung aufgenommen, aber nur in sehr verdünntem Zustande. Die $^1/_{20}$ n LiCl-Lösung führte nach einiger Zeit zur Abtötung der Gewebe. Bei der Betrachtung der Knollenunterseite ist es schon Rettig aufgefallen, daß *Hydnophytum* hier mit Warzen übersät ist, wie sie sonst im Knolleninneren sitzen. Allen Autoren aber ist entgangen, daß diese Warzen bei den bisher bekannten Myrmecodien sich in abgeschwächter Form über die ganzen Knollenaußenseiten und Sproßachsen hinziehen (Spanner, 1938a). Sie treten deutlich bei alten Myrmecodien hervor, die mit einer dicken Korkschicht überzogen sind, besonders bei feuchter Kultur. *Hydnophytum* zeigt dies nicht; der Korkmantel ist hier bedeutend dicker. Wie ich schon früher zeigen konnte, entsprechen diese äußeren Warzen in Entwicklungsgeschichte und Bau völlig den inneren. Daß sie kleiner und flacher sind, ist eine Folge ihrer Außenlage. Mit Hilfe derselben Versuche, die ich oben angeführt habe, konnte ich feststellen, daß sie Wasser und Nährsalze absorbieren. Auch über die Schnelligkeit und Art der Leitung habe ich Versuche angestellt. Ich befestigte mit $^1/_{20}$ LiCl + Knop-Ammonnährlösung gefüllte Glasröhrchen so an den Myrmecodien, daß der das Gläschen abschließende Wattebausch die Knollenoberfläche leicht berührte. Nach wenigen Tagen konnte ich spektroskopisch in Sproß und Blättern Lithium immer eindeutig feststellen, da die Pflanzen von Natur aus keines enthielten.

Am 23. Oktober 1937 setzte ich drei Versuche an: 1. Alte *Myrmecodia platytyrea*-Knolle 8 × 10 cm, Warzen an der Oberfläche deutlich. 2. Junge *Myrmecodia*-Knolle 7 × 8 cm, keine Warzen, stark verkorkt und 3. Alte *Hydnophytum*-Knolle 7 × 8 cm, keine Warzen, sehr stark verkorkt. Nach einigen Tagen zeigte die Probe auf Lithium folgendes Ergebnis.

23. X. 1937	29. X.	1. XI.	6. XI.
1. Alte *Myrmecodia*	—	Spuren	sehr kräftig
2. Junge *Myrmecodia*	—	—	kräftig
3. Altes *Hydnophytum*	—	—	—

Während also *Myrmecodia platytyrea* von außen her Lösungen aufnehmen kann, ist *Hydnophytum* dazu nicht befähigt; dasselbe gilt auch für die Abgabe von Stoffen. In der freien Natur müssen wir den Hydropoten sicher große Bedeutung zuschreiben, besonders wenn wir in Betracht ziehen, daß das Wurzelsystem dieser Pflanzen nur 3—5 % des Pflanzengewichts ausmacht.

Abschnitt VI.

Die Spaltöffnungen und ihre Bewegungen.

Was die Regulierung der Transpiration durch die Stomata betrifft, so decken sich meine Erfahrungen mit denen Stålfelts (1932, S. 82), daß es infolge der abgestuften regulatorischen Wirkung der Stomatabewegungen oft mit Schwierigkeiten verbunden ist, die Abhängigkeit der Transpiration von den Spaltenweiten zu erschließen. Durch die kleinsten Öffnungsweiten wird die Transpiration am stärksten beeinflußt. Für *Myrmecodia* und *Hydnophytum* habe ich den Öffnungszustand der Stomata mit Kollodiumhäutchen ermittelt und empirisch eine Skala der Öffnungsweiten aufgestellt. Zu betonen ist aber, daß bei der Angabe der Weiten jener Zustand gemeint ist, den die Mehrzahl der Stomata gerade zeigten. Meine Notizen sind immer das Resultat mehrerer Proben an verschiedenen Blatteilen.

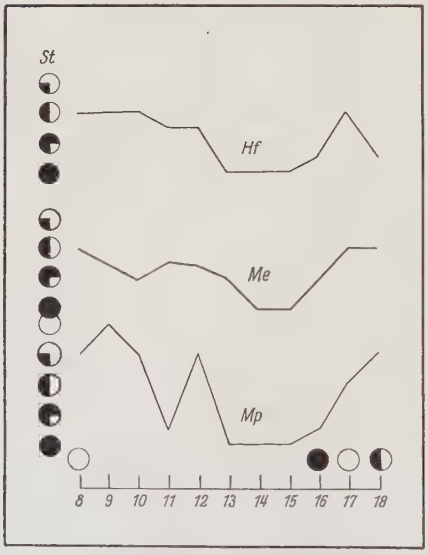

Fig. 8. Tagesgang der Stomatabewegungen (St) am 18. VII. 1937, Haus nicht schattiert. *Mp* = *Myrmecodia platytyrea*. *Me* = *Myrmecodia echinata*. *Hf* = *Hydnophytum formicarium*.

Fig. 8 und 9 zeigen den Tagesgang der stomatären Bewegungen. Im folgenden kehrt die Bezeichnung „jung, alt und mittel" für die Blätter wieder. Junge Blätter sind bis $^1/_2$ Jahr, mittelalte $1^1/_2$ und alte Blätter bis 3 Jahre alt. Fig. 8 zeigt die Aperturkurven mittelalter Blätter von *Hydnophytum* und beider Myrmecodien. *M. platytyrea* erreicht wohl die höchste

Apertur, schränkt aber die Transpiration am schnellsten ein. Nach den Stomatakurven ist bei *Hydnophytum* um 8 Uhr ein Vormittagsmaximum der Transpiration anzunehmen und alsdann langsame Einschränkung. Die beiden Myrmecodien würden eine 2gipflige Kurve zeigen; der zweite Gipfel würde aber bedeutend niedriger liegen, und ihm alsdann ein steiler Abfall folgen. Die Transpirationskurven stimmen mit diesen Annahmen überein.

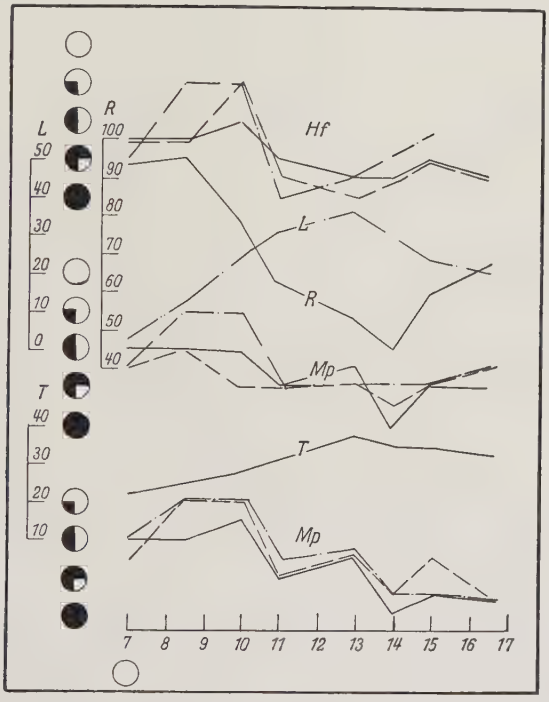

Fig. 9. Stomataverhalten am 4. VIII. 1937, Haus schattiert. L = Lux in 1000. R = relative Feuchtigkeit. T = Schattentemperatur. ——— = junge, — — — = mittelalte, —•—•— = alte Blätter. *Mp* = *Myrmecodia platytyrea*. *Hf* = *Hydnophytum formicarium*. *Mp* = 2 verschiedene Pflanzen.

Während der Mittagsstunden sind die Stomata geschlossen; jedoch kommt es sehr oft vor, daß am selben Blatt ein Teil der Stomata geschlossen, ein anderer ohne Übergänge weit offen ist; besonders ist das der Fall bei jähem Witterungs- und Strahlungswechsel. Diese Verschiedenheiten der Apertur an einem und demselben Blatt haben bereits Sierp und Gäumann an anderen Pflanzen festgestellt.

Fig. 9 soll das Verhalten verschieden alter Blätter zeigen. Bei wechselnder Witterung ist es schwer, irgendwelche Gesetzmäßigkeiten zu finden. Bei gleichmäßig gutem oder schlechtem Wetter ergibt sich aber eine zufriedenstellende Gleichheit der Aperturen, wobei jedoch gewisse Eigenheiten der gleichalten Blätter, auch der von zwei verschiedenen Pflanzen, klar hervortreten (Fig. 9). Bei vielen mitteleuropäischen Pflanzen bleiben die Spaltöffnungen nachts offen. Selbst in den Tropen ist dies häufig der Fall (von Faber, 1915). Ich konnte in der Nacht keine gesetzmäßig wiederkehrende Apertur feststellen. Der Tagesgang der Stomatabewegung stimmt mit dem üblichen Verlauf überein (Burgerstein, 1920, S. 42, II). Zusammenfassend komme ich in Übereinstimmung mit Stålfelt (1929, S. 334) zu der Überzeugung, „daß der nächtliche Spaltenschluß nicht in erster Linie durch die photischen Reaktionen, sondern durch die passiven und hydroaktiven, d. h. durch die Tagesperiodizität des Wasservorrats, bestimmt wird. Je nach dessen Veränderungen können die Schließbewegungen schnell oder langsam verlaufen; sie können sowohl im Licht als im Dunklen einsetzen und sie können in der Nacht fast ganz ausbleiben".

Abschnitt VII.

Die Transpiration.

Die Transpiration wurde an abgeschnittenen Blättern nach der Momentanmethode durch Schnellwägung mit der Torsionswage von Hartmann & Braun bestimmt. Alle Einzelheiten ergeben sich aus den Arbeiten Stockers (1928, 1931 und 1933). Die Expositionszeit der abgeschnittenen Blätter betrug bei *Myrmecodia platytyrea* durchschnittlich 5, bei *Hydnophytum* 10 Minuten. Stets wurden mehrere Werte bestimmt. Alle Transpirations- und Evaporationswerte (siehe Härtel, 1937) sind in mg/dcm² × h berechnet, wobei als transpirierende Oberfläche die Blattober- und unterseite eingesetzt ist. Als Punktgerüst für die Kurven wurden die Erstwerte genommen. Die übrigen Größen wurden in der bekannten Weise bestimmt. Die Angabe der Evaporation hat jedoch nur bedingten Wert, da nach Sierp & Seybold der Evaporimeterwert ein Maß für die Verdunstungskraft nur eines bestimmten Systems ist, während er für die spezifischen Verhältnisse eines anderen nicht gilt. Die Berechnung der Transpiration auf die Blattfläche wurde beibehalten; Vergleiche mit der Frischgewichtstranspiration ergaben eine befriedigende Übereinstimmung zwischen beiden Bezugsgrößen. Die Anwesenheit eines Wassergewebes im Blatt in Form einer Hypodermis wie bei meinen Pflanzen ist von großem Einfluß auf die Transpiration, besonders auf das „incipient drying". Über die Aufgaben und die Arbeitsweise des Wassergewebes sind die Meinungen geteilt. Besonders Holtermann (1907, S. 55) hat diese Fragen erörtert; er schreibt: „Das Wassergewebe hat — im Gegensatz zu den xerophytischen Merkmalen — nicht die Aufgabe, die Transpiration herabzumindern, sondern ein Austrocknen durch Abgabe von Wasser an die assimilierenden Zellen zu verhindern. ... Auf Ceylon kommt bei sämt-

lichen Epiphyten ein großes Wassergewebe vor. ... Gerade diejenigen Versuchspflanzen (Epiphyten), die das größte Wassergewebe haben, transpirieren am lebhaftesten, wie z. B. *Peperomia*. Hier sind nämlich gar keine Anpassungen zur Herabsetzung der Transpiration vorhanden; das Wassergewebe vermag durch Aufnahme von Tauwasser den Zeitpunkt des Verwelkens hinauszuschieben." In Java fand von Faber bei 52 von 58 untersuchten Bäumen ein Wassergewebe. Meine Untersuchungen an den Myrmecodien geben Holtermann nur teilweise recht. Da das Wassergewebe nur kleine Reserven enthält, müssen besonders bei Epiphyten xerophytische Merkmale auftreten. Daß bei Gegenwart von viel Wasser das Wassergewebe verschwindet (Holtermann, S. 144), konnte ich nicht beobachten, obwohl ich doch Pflanzen in Wasserkultur aufzog. Delf sieht die Aufgabe des Wassergewebes darin, durch Einrollen des Blattes das Mesophyll bei Wasserverlust zu schützen (1912, S. 240). Dieses Einrollen muß bei meinen Arten als anomales Verhalten angesehen werden; es tritt erst bei 30 bis 40 % Wasserverlust ein. Meine Ergebnisse weisen vielmehr darauf hin, daß bei diesen Pflanzen die Aufgabe der Hypodermis lediglich darin besteht, die verfügbaren Wasserreserven der Knolle nicht zu sehr zu beanspruchen. *Myrmecodia* mit dem mächtigeren Wassergewebe transpiriert auch stärker als *Hydnophytum*. Außerdem sind sämtliche Gewebe dieser Epiphyten, natürlich auch die der Blätter, in den Dienst der Wasserversorgung und Speicherung gestellt.

Bei der Bestimmung der Transpirationsraten der Blätter ist es wesentlich, zu wissen, inwieweit die Blätter vor Versuchsbeginn mit Wasser gesättigt waren. Zur Bestimmung des Wasserdefizits wurden die abgeschnittenen Blätter mit ihren Stielen in Wasser gestellt und 3 Tage in der feuchten Kammer gelassen. Das alsdann gefundene Sättigungsgewicht wurde gleich 100 gesetzt, und das Frischgewicht bei Versuchsbeginn darauf bezogen. Die Blätter befanden sich fast durchweg im Zustand der Wassersättigung. Hiermit sind für die Transpirationsbestimmungen gleiche Voraussetzungen gegeben. Der Transpirations-Gesamtverlust eines abgeschnittenen mittelalten Blattes von *Myrmecodia platytyrea* während 11 Stunden betrug an einem schönen Tage 29,1 %, die Aufsättigung in der feuchten Kammer an einem Tage 15,3 %. Bei *Hydnophytum* betrug der Tagesverlust unter denselben Bedingungen 7,6 % für die Gesamttranspiration, wobei 1,9 % auf die kutikuläre Transpiration kamen. Unter natürlichen Verhältnissen traten als höchste Verlustzahlen 5 bis 14 % des Frischgewichtes auf.

Es ist allgemein bekannt, daß bei der Momentanmethode der Transpirationsbestimmung schon kurze Zeit nach dem Abschneiden eine Veränderung der Transpiration eintritt. Sie kann sich als Anstieg oder Abfall äußern. Meine Beobachtungen an den Myrmecodien zeigten in dieser Hinsicht in den ersten 20 Minuten z. T. einen Anstieg, in der Mehrzahl der Fälle aber einen Abfall der Transpirationsrate. Der sofortige Abfall tritt bei *Myrmecodia platytyrea* nur an sonnigen Tagen in der Zeit von 9—11 Uhr ein, in der allgemein die Transpirationseinschränkung wirksam wird. Junge und alte Blätter verhalten sich aber verschieden. Erstere zeigen am Vormittag bei schönem Wetter eine Neigung zum Anstieg, am Nachmittag zum Abfall; bei alten Blättern ist es umgekehrt. Die Blätter von *Hydnophytum* neigen immer zum Anstieg, was auf eine größere Spannung des Wassers in den Gefäßen schließen läßt.

Beobachtet man die Transpiration von Minute zu Minute, so kann man den Augenblick jeweils eindeutig erfassen, in dem die Stomataregulation oder besser der Stomaschluß einsetzt. Bei trübem Wetter ist das Verhalten in den ersten 20 Minuten nach dem Abschneiden regellos. Im wesentlichen zeigt sich aber doch immer eine erkennbare Regelmäßigkeit in Anstieg und Abfall je nach der jeweiligen Transpirationsintensität. Bei hoher Intensität, von 9—11 Uhr, erfolgt meist ein Abfall, bei geringer, vor 9 und ab 14 Uhr, ein Anstieg.

Bei gleicher Stomataapertur, aber verschiedener Insolation kann daher eine um ein Vielfaches größere oder kleinere Transpirationsrate auftreten. Daraus erklärt sich, warum man sehr oft eine scheinbar unverständliche Transpirationssumme erhält. Die Transpiration während der Nachtstunden, die ich immer feststellen konnte, und in wassergesättigter Luft erklärt sich ebenfalls durch den Dampfdruckunterschied. Die Insolationstemperaturen sind aber, wie ich zeigen konnte, nicht allzu groß; die Gesetzmäßigkeiten in der Transpiration werden dadurch nicht verwischt. Ein bedeutender Temperaturanstieg hat immer Schließbewegungen der Stomata zur Folge, und auch die kutikuläre Transpiration wird alsdann auffallenderweise eingeengt. Oft fällt es auf, daß die Transpiration trotz einsetzender Schließbewegungen der Schließzellen noch ansteigt, ja ihren Höhepunkt erreicht (Fig. 10 mit 14). Oder aber, es treten bei gleicher Apertur und unter gleichen Umweltsbedingungen wesentlich voneinander verschiedene Transpirationsgrößen auf; die Pflanzen zeigen eben ähnliche „Stimmungen" wie die Tiere. Im Gegensatz zu Maximov möchte ich also den inneren Faktoren hohe Bedeutung einräumen; keinesfalls wird bei normaler Wasserversorgung die Transpiration der Xerophyten gleich der der Mesophyten (Kostytschew, S. 172). Besonders nach Tagen lebhafter Transpiration macht sich ein Einschränkungsbestreben bemerkbar. Die hohe Transpiration bei Beginn des Spaltöffnungsschlusses möchte ich damit erklären, daß durch die Erhöhung des Dampfdruckes in den Interzellularen ein kräftiger Dampfaustritt einsetzen muß, solange die Spaltenweiten dies erlauben. Das Transpirationsmaximum tritt meist in den Vormittagsstunden zwischen 9 und 11^{h30} ein. Nur bei trübem Wetter kommt kein ausgeprägtes Vormittagsmaximum zustande. Hiermit stimmen die Ergebnisse Stockers und Hartenburgs überein. Wechselnde Insolation als Folge wechselnder Bewölkung verursacht plötzliche und große Änderungen der Transpiration und der Evaporation.

Den besten Aufschluß über das Verhalten und die Größe der Transpiration gibt die Beobachtung von Tagesgängen (Fig. 10 und 14). Zunächst bespreche ich einige Tagesgänge, denen die Momentanmethode zugrunde liegt. Die Figuren sind ausgewählt. Die

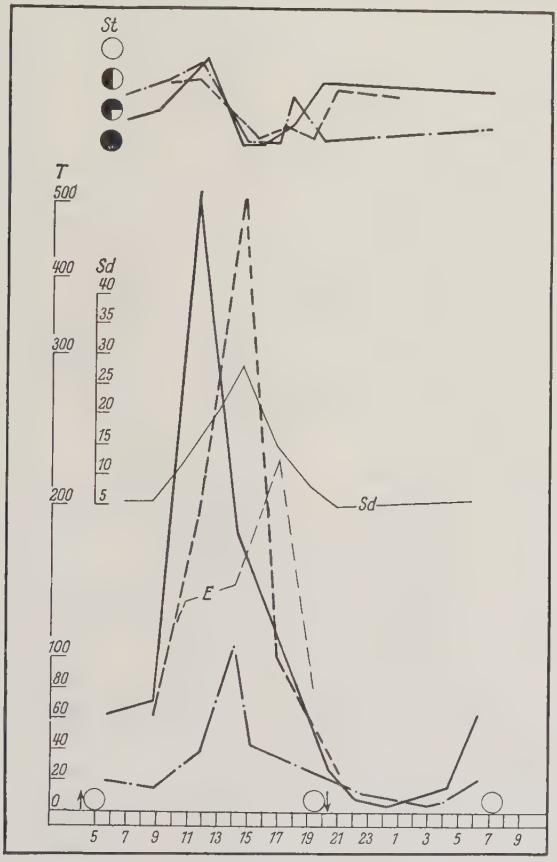

Fig. 10. Blattranspiration vom 4. auf 5. VII. 1937, schattiert. T = Transpiration in mg/dcm² × h doppelseitiger Blattfläche. St = Stomataverhalten mittelalter Blätter. Sd = Sättigungsdefizit der Luft in mm. E = Evaporation, mit Piche-evaporimeter gemessen, in mg/dcm² × h, mit 10 zu multiplizieren. *Myrmecodia platylyrea* ———. *M. echinata* — — —. *Hydnophytum formicarium* —·—·—.

Bedeutung der einzelnen Kurven geht aus den Beschriftungen hervor. Der 4. und 5. Juli 1937 waren zwei sehr schöne wolkenlose Tage. Bei beiden Myrmecodien lag die Transpiration morgens höher als die von *Hydnophytum* (Fig. 10). Bei ersterer steigt sie alsdann sehr stark an und erreicht ihr Maximum um 11 bezw. 14^{h}, fällt aber ebenso

steil ab und unterschreitet schließlich die Kurve von *Hydnophytum*, dessen Transpiration nur gering ansteigt, im ganzen also gleichmäßiger bleibt. *Myrmecodia platytyrea* erreicht das Transpirationsmaximum unabhängig vom Gipfelpunkt der Strahlung, des Lichtes und der Evaporation. *Myrmecodia echinata* und *Hydnophytum* kulminieren mit den Lichtfaktoren und beim Tiefstand der relativen Feuchtigkeit. Schon bei der Besprechung der Blattanatomie fand ich eine Zwischenstellung von *Myrmecodia echinata* zwischen *M. platytyrea* und *Hydnophytum formicarium*. Nun beobachten wir, daß sich *M. echinata* ähnlich wie *M. platytyrea* verhält; doch tritt das Transpirations-Maximum infolge des *Hydnophytum* nahestehenden Blattbaues später ein. Die Stomata zeigen bei den drei Pflanzen übereinstimmendes Verhalten. Auffallend sind der Anstieg der Apertur und das Sinken der Transpiration bei *Hydnophytum*, der Rückgang der Spaltenweiten und dennoch Höchstwerte der Transpiration bei beiden Myrmecodien. Das Öffnen der Stomata bei diesen gegen Abend bleibt ohne Einfluß auf die Wasserabgabe. In den Nachtstunden herrscht Schließneigung der Spaltöffnungen. *Hydnophytum* zeigt am Spätnachmittag Öffnungsbewegungen, die ein verlangsamtes Absinken der Transpiration zur Folge haben. Um 20^h sind die Stomata wieder geschlossen, darauf tritt während der Nacht Öffnungstendenz ein. Ähnliche Verhältnisse zeigt Fig. 11; nur steigen die Werte entsprechend der etwas niedrigeren Temperatur nicht mehr so hoch an. Am 7. IX. 1937 war der erste Frühnebel, daher verzögerte sich das Maximum bei *Myrmecodia platytyrea* bis 14^{h30}; und *Hydnophytum* konnte sehr hoch ansteigen, da infolge des diffusen Lichtes nicht wie sonst bereits in den Morgenstunden Spaltenschluß erfolgte.

Die Transpirationskurven von *Myrmecodia* und *Hydnophytum* zeigen auch am 6., 7. und 9. IX. (Fig. 11) am frühen Nachmittag wieder die Überschneidung, die am Spätnachmittag bei schönem Wetter meist noch einmal im umgekehrten Sinne erfolgte. Im Kurvenbild ist außerdem noch die Transpiration in mg, berechnet auf 10 g Blattfrischgewicht und 1 Stde. (*G*), enthalten. Man sieht, daß *G* für erstere am 7. IX. und für letzteres am 6. IX. im selben Sinn verläuft wie die Flächentranspiration (derMaßstab ist aber halb so groß wie für die Flächentranspiration). Das weist darauf hin, daß größere Änderungen des Wassergehaltes im Laufe des Tages nicht eintreten (Stocker, 1935, S. 482). Zugleich ist die kutikuläre Transpiration (*Tk*) derselben Pflanzen am 6. IX. 37 angegeben. Sie beträgt etwa

$^1/_5$ der Gesamttranspiration des Blattes. Doch gibt es zu denken, daß mit der Senkung der Gesamttranspiration bei *Myrmecodia platytyrea* auch die kutikuläre Transpiration so stark eingeschränkt wird. Wenn ich plasmatische Vorgänge als Ursache davon annehme,

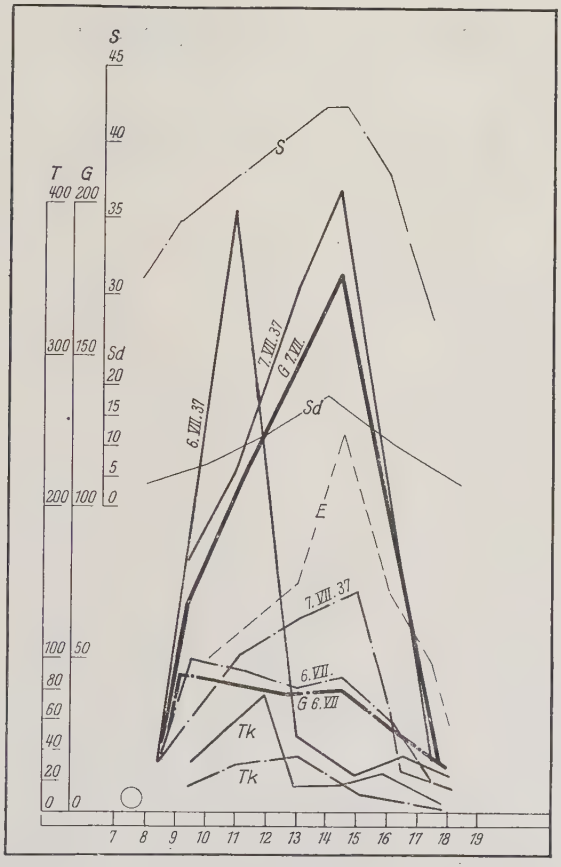

Fig. 11. Blattranspiration vom 6. IX. 1937, Sonne, und 7. IX., Frühnebel, daher T-Maximum erst am Nachmittag. Nicht schattiert. Am 7. IX. betrug das Maximum der Temperatur 33° C, der Strahlung 39,5° C und der Evaporation 2000 mg. *T*, *St*, *Sd*, *E* wie in Fig. 10. *S* = Strahlung in ° C. *G* = Transpiration bezogen auf das Blattfrischgewicht von 10 g (mg/10 g × h). *TK* = kutikuläre Transpiration. *Myrmecodia platytyrea* ——. *Hydnophytum formicarium* —·—·—.

tue ich es nicht nur aus Verlegenheit; denn mit dem Anstieg der Gesamttranspiration am Nachmittag steigt auch die kutikuläre wieder an, obwohl die klimatischen Bedingungen dafür vorher bessere waren. Bei *Hydnophytum* steigt die kutikuläre Transpi-

ration, trotz Einschränkung der Gesamttranspiration am Vormittag, an, ein Zeichen dafür, daß die Einschränkung primär nur auf Spaltenschluß zurückzuführen ist. Am Nachmittag sinken dagegen beide Transpirationskurven. Als Ursache kommen nur innere Verände-

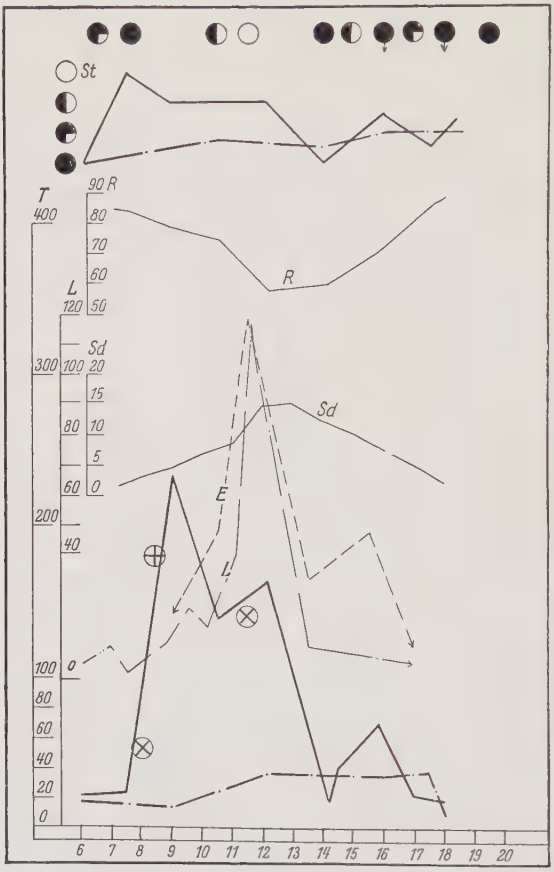

Fig. 12. Blattranspiration am 16. VIII. 1937, schattiert ab 10 Uhr. R = relative Feuchtigkeit. Sonst Zeichen wie in den vorhergehenden Figuren. + = T des jungen; × = T des alten Blattes.

rungen, in erster Linie der Plasmapermeabilität, in Betracht. Die Summen der Transpirationsraten aus den Kurvenpunkten vom 6. IX. 37 betragen 496 g für *Myrmecodia platytyrea* und 378 mg für *Hydnophytum*; das Verhältnis ist 1,4 : 1. Umgekehrt verhalten sich meist die Blattflächen. Die Gesamttranspiration von *Hydnophytum* steht daher der von *Myrmecodia platytyrea* nicht sehr viel nach. Das Bild verändert sich auch nicht wesentlich an wechselnd

bewölkten Tagen mit Gewitter (Fig. 12): Die Transpirationsraten werden jetzt etwas kleiner und gleichmäßiger. Das frühe Maximum von *Myrmecodia*, das späte von *Hydnophytum* und die Überschneidung am Nachmittag kehren wieder. Die Messungen sind, wie immer,

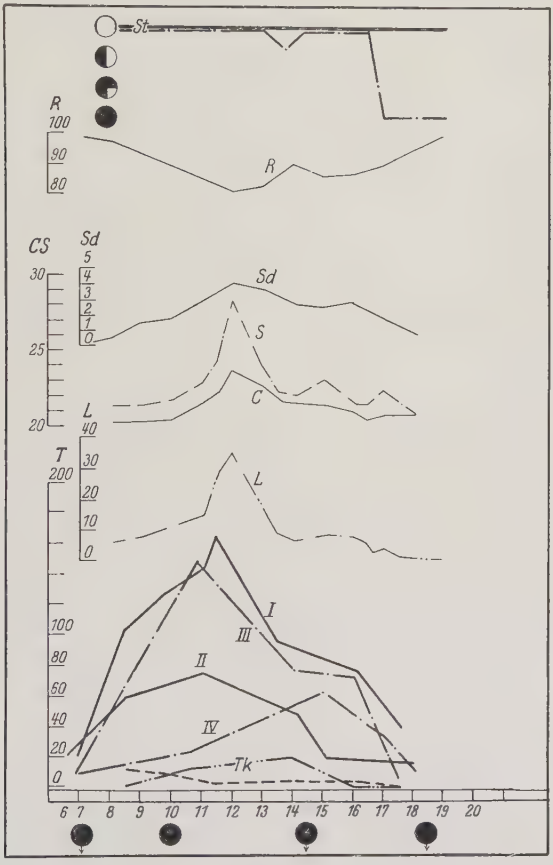

Fig. 13. Blattranspiration am 9. IX. 1937, Haus nicht schattiert. *I* und *II Myrmecodia platytyrea* ——. *III* und *IV Hydnophytum formicarium* —·—·—. *II* und *IV* an einem Regentag im August, der etwas kälter war. *TK* = kutikuläre Transpiration vom 9. IX. 1937. Betr. *T*, *St*, *Sd*, *L*, *R*, *S*, wie in Fig. 10 bis 12. *C* = Schattentemperatur in ^{0} C.

an mittelalten, ausgewachsenen Blättern vorgenommen. Zum Vergleich sind aber auch drei Werte für andere Blätter von *Myrmecodia platytyrea* eingetragen.

Die Stomatabewegungen stimmen zum Teil mit den Transpirationskurven überein. Die abendliche Öffnungstendenz ist auf

die Dampfabgabe ohne Einfluß. Die Stomata bleiben in der Nacht meist unverändert oder fahren in der abendlichen Öffnungstendenz fort. Sind sie aber am Spätnachmittag offen gewesen, so schließen sie sich; umgekehrt, sind sie geschlossen gewesen, so öffnen sie sich. Absteigende Stomatabewegung trifft sich mit gipfelnder oder ansteigender Transpiration. Fig. 13 zeigt Ähnliches. Infolge des stark bedeckten Himmels nähert sich die Transpirationskurve von *Myrmecodia* der von *Hydnophytum*, und der zeitliche Eintritt des Maximums verschiebt sich auf den Nachmittag. Nur junge Blätter von *Myrmecodia* zeigen den normalen Schönwetterverlauf der Wasserverdunstung. Ein Regentag am 9. IX. 37 zeigt die Transpirationskurven von *Myrmecodia* und *Hydnophytum* nahe beieinander. Die Gipfelpunkte der physikalischen Faktoren und der Transpiration stimmen beinahe überein. II und IV sind im August an einem Regentag, der etwas kühler war, aufgenommen, daher auch die Verspätung von *Hydnophytum*.

Die kutikuläre Transpiration (9. IX. 37) ist bei *Myrmecodia* auffallend gering und von der Spaltenbewegung unabhängig. Nur stomatäre Transpiration findet also statt, während bei *Hydnophytum* die kutikuläre Transpiration groß ist. Sogar eine Regulation mußte bei *Hydnophytum* durch Schließen der Stomata einsetzen. Es schließt abends die Spalten, was die normale Reaktion nach starker Transpirationstätigkeit darstellt, während *Myrmecodia* keine Schließbewegungen erkennen läßt und hiermit infolge von Transpirationsuntätigkeit träge reagiert. Einen Anstieg der Transpirationsintensität nach dem Abschneiden einiger Blätter konnte ich in den erhalten gebliebenen Blättern nicht feststellen.

Von vielen Seiten ist schon geäußert worden, daß die Bestimmung der Transpiration an einzelnen oder mehreren abgeschnittenen Blättern keinen absolut sicheren Schluß auf die Transpiration der ganzen Pflanzen zuläßt (z. B. Arland und Schratz). *Myrmecodia* und *Hydnophytum* waren infolge ihrer geringen Größe und Blattzahl sehr gut geeignet, die Transpiration der ganzen Pflanzen festzustellen.

Ich arbeitete mit Gummisäckchen, in die ich die in Sphagnum gehüllten Wurzelballen steckte. Vor Beginn des Versuches wurden die Ballen gut mit Wasser durchtränkt. An der Basis der Knollen schloß ich die Säckchen mit Draht ab und dichtete sie mit einem Gemisch aus Kakaobutter, Paraffin und Vaseline. Infolge der großen Wasserreserven in den Knollen war es nicht nötig, das transpirierte Wasser zu ersetzen.

In Fig. 14 ist der Tagesgang der Gesamttranspiration eingetragen. Die Werte sind die Stundenwerte in mg für die vorhandenen

zweiseitigen Blattflächen (*Hydnophytum* 398 cm² und 15 Blätter, *Myrmecodia* 288 cm² und 5 Blätter). (Die Gesamttranspiration von *Myrmecodia echinata* würde die von *M. platytyrea* bei entsprechender Blattfläche noch übersteigen). Wiederum fällt der

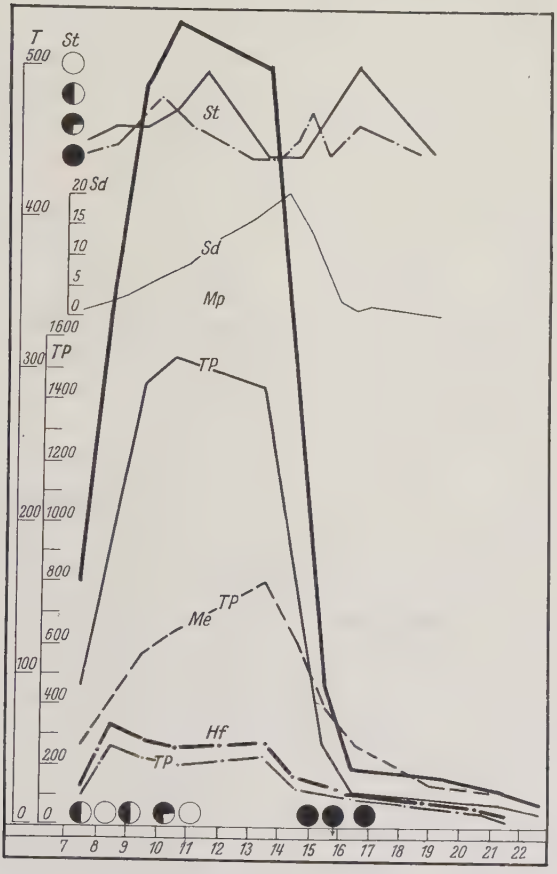

Fig. 14. Transpiration der ganzen Pflanzen (*TP*) in mg/dcm² × h und im Vergleich dazu die Blattranspiration (diese dick ausgezogen); beide bezogen auf doppelseitige Blattfläche. 6. VIII. 1937, schattiert. *Hf* = Knolle 5 × 5 × 3 cm, 15 Blätter, doppelseitige Blattfläche 398 cm². *Mp* = Knolle 6 × 7 × 6 cm, 5 Blätter, doppelseitige Blattfläche 288 cm². *Me* = Knolle 9 × 8 × 7 cm, 2 junge Blätter, doppelseitige Blattfläche 46 cm². *Mp* = *Myrmecodia platytyrea* ———. *Me* = *M. echinata* — — —. *Hf* = *Hydnophytum formicarium* —·—·—.

große Unterschied zwischen *Myrmecodia* und *Hydnophytum* auf. Die Stomatabewegungen folgen der Transpiration nach. Es war nun interessant, festzustellen, ob die Umrechnung auf mg/dcm² × h

ähnliche Werte wie die Momentanmethode ergibt. Tatsächlich zeigen die beiden Kurven gleiche Transpirationsbeträge an. Man kann somit bei den vorliegenden Pflanzen die Momentanmethode zur Bestimmung der Transpiration als vollkommen zuverlässig ansehen. Fig. 15 gibt Tageswerte der Gesamttranspiration in Gramm wieder. Die Kurve von *Myrmecodia platytyrea* zeigt einen starken Anstieg bei Eintritt schönen Wetters, während *Hydnophytum* alsdann die Wasserabgabe einschränkt, im großen und ganzen aber eine ausgeglichene Transpiration zeigt. In den 5 Tagen hat

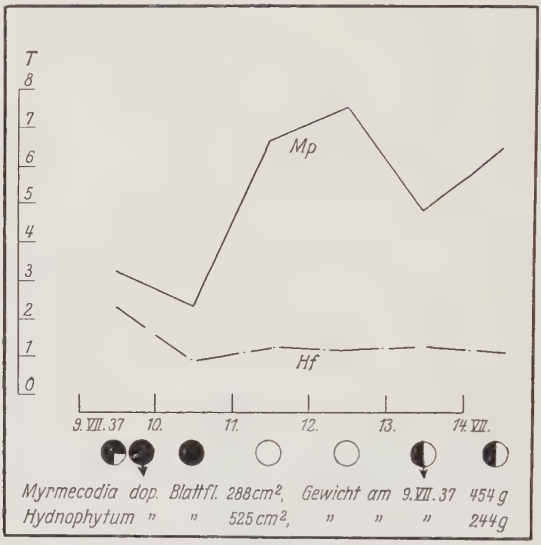

Fig. 15. Tagesraten der Transpiration in Gramm. *Mp* = *Myrmecodia platytyrea* ———. *Hf* = *Hydnophytum formicarium* —·—·—.

dabei *Myrmecodia platytyrea* 5,3 g = 5,5 % Wasser verloren, *Hydnophytum* 7,7 g = 3,2 %. Rechnet man aber den Wasserverlust auf die gleiche Blattfläche um, so hat erstere sogar einen Verlust von 46,2 g = 6,2 %. Die Knollen von *Myrmecodia* werden bei gleicher Blattfläche viel größer als die von *Hydnophytum*, so daß dadurch ein kleiner Ausgleich geschaffen ist. Durch Bestimmung der Knollentrockengewichte bei voller Wassersättigung als Ausgangsgewicht ergibt sich ein Wassergehalt von 93—97 % bei beiden Gattungen. Die Sprosse enthalten bei *Hydnophytum* bis 90 %, bei *Myrmecodia* bis 95 %, die Blätter bei ersterem 75—80 %, bei letzterem 85—90 % Wasser. Die verfügbaren Wasserreserven

machen also 90 % des Gesamtorganismus aus; in dauernder Trockenheit vermag *Myrmecodia* bei Zugrundelegung der erwähnten Transpirationsrate über 30 Tage, *Hydnophytum* über 50 Tage ohne Schädigung auszuhalten. Nach diesem Zeitraum bleibt immer noch ein Wasservorrat von 30 % übrig. Wenn wir aber berücksichtigen, daß die Transpiration nach Tagen reichlicher Wasserabgabe sofort stark eingeschränkt wird, sobald die Wasserzufuhr gering ist und die Blätter abgeworfen werden, ist es nicht verwunderlich, daß die Myrmecodien 4—6 Monate ohne Wasserzufuhr lebend aushalten.

Während bei den Pflanzen der gemäßigten Zonen das Transpirationsmaximum in der Regel am Frühnachmittag erreicht wird, tritt bei tropischen Mesophyten der Höchstwert bereits am Vormittag ein, wie auch Stocker und Hartenburg mitteilen. *Hydnophytum*, ein xeromorpher Typus, hat kein ausgesprochenes Maximum und erreicht ein solches viel später als *Myrmecodia*. In der Nacht und bei Sättigung der Luftfeuchtigkeit ist infolge der Übertemperierung der Pflanzen meist eine Transpiration vorhanden, die bis 2 % der Maximaltranspiration und 3—4 % der Durchschnittstranspiration erreicht, sich also in die von Kostytschew (S. 159) angegebenen Grenzen einfügt. An trüben Tagen setzt die Transpiration abends kurzfristig aus, d. h. sie ist mit den gebräuchlichen Methoden nicht mehr faßbar.

Über den Anteil der kutikulären Transpiration an der Gesamttranspiration gehen die Meinungen vielfach auseinander. Im allgemeinen ist die stomatäre Transpiration 4—20mal größer als die kutikuläre. Ich selbst habe zahlreiche Messungen der kutikulären Transpiration ausgeführt, und zwar sowohl der Blattober- wie der -unterseite. Da die Blätter der untersuchten Pflanzen hypostomatisch sind, konnte ich die kutikuläre Transpiration der Oberseite ohne weiteres durch Verschmieren der Unterseite erhalten. Die Werte der Fig. 11 und 13 sind meist aus Zweitwerten hervorgegangen; doch haben Erstwerte die gleichen Ergebnisse gebracht, da die Werte bei den drei Pflanzen in der ersten halben Stunde nach dem Abschneiden des Blattes nahe beieinander liegen. Die kutikuläre Transpiration nimmt (doppelseitig) bei *Myrmecodia* und *Hydnophytum* ungefähr $^1/_5$ der Blattranspiration in Anspruch. An trüben Tagen und abends geht der Anteil bis auf Null zurück. Der Lichteinfluß infolge der Insolation war eindeutig feststellbar. Die kutikuläre Transpiration des xeromorphen *Hydnophytum*-Blattes

ist sehr beträchtlich, so daß sich die Ansicht Kostytschews (S. 189), daß eine kutikuläre Transpiration bei den Xerophyten nicht vorkomme, auf die Dauer wohl nicht aufrecht erhalten lassen wird.

Wie schon die Stomatauntersuchungen gezeigt haben, sind die Aperturen bei verschieden alten Blättern durchaus verschieden. Dementsprechend sind auch die Transpirationsintensitäten sehr häufig verschieden; vor allem gehen junge und alte Blätter in der Transpirationseinschränkung oder -erhöhung auseinander. Meist ließ sich beobachten, daß die jungen Blätter früher am Morgen das Maximum erreichten als alte Blätter, dafür schränkten sie auch früher und vollkommener ein. Am Nachmittag zeigten die alten Blätter eine höhere Transpiration als die jungen. Bei Bestimmung der Zweitwerte zeigten junge Blätter einen deutlichen Abfall; doch gelten die bereits aufgeführten Einschränkungen. Der Unterschied in der Transpiration zwischen den Blättern einer Blattgeneration erreichte bis 30 %.

Die von Treub, Karsten und Massart aufgestellte Hypothese sieht in den Knollen der Myrmecodien große Atmungs- und Transpirationshöhlen (Spanner, 1938b). Es war daher von Interesse, der Transpiration der Knolle nachzugehen. Die Fig. 16*a* bis *c* enthalten die Ergebnisse solcher Versuche. Wie bei der Bestimmung der Gesamttranspiration wurde mit Gummisäckchen gearbeitet, die auch noch über die Blätter (Fig. 16*a*, *b*) oder über die Knolle (Fig. 16*c*) gestülpt wurden. In Fig. 16*a* bezeichnen die gestrichelten Linien die Transpiration der Blätter bezw. der Knolle allein. Man kann für die Blätter wieder eine zweigipfelige Kurve mit Mittagsdepression erkennen, die Knollentranspiration erscheint dagegen einzig als Funktion der Temperatur und Strahlung. In allen Figuren ist die Knolle bei Höchsttranspiration mit $^1/_5$—$^1/_6$ an der Gesamttranspiration beteiligt. Beim Transpirationsabfall wird natürlich der Anteil der Knolle verwischt. Bei nassem oder trübem Wetter ist die Knollentranspiration verschwindend klein. Eine Knolle mittlerer Größe (6 × 6 × 5 cm) hat eine durchschnittliche Tageswasserabgabe von 0,5—2 g bei einem Frischgewicht von 250—450 g. Die Tagestranspiration der *Hydnophytum*-Knolle ist bis zur Hälfte kleiner als die von *Myrmecodia*. Berechnet man die innere und äußere Oberfläche der Knolle und setzt ihre Transpiration in Beziehung zur Blattfläche und Blattranspiration, so tritt die Wasserabgabe der Knolle stark zurück. Die Knollentranspiration ist ein vorwiegend physikalischer Prozeß ohne eigentliche

Eigensteuerung. Die xeromorpher gebaute *Hydnophytum*-Knolle hat eine kleinere Transpiration; bei schönem Wetter steigt ihre Wasserabgabe infolge stärkerer Insolation steiler an, so daß gleiche Transpirationssummen bei gleich großen *Myrmecodia*- und *Hydnophytum*-Knollen erscheinen. Keine Rede kann davon sein, daß die

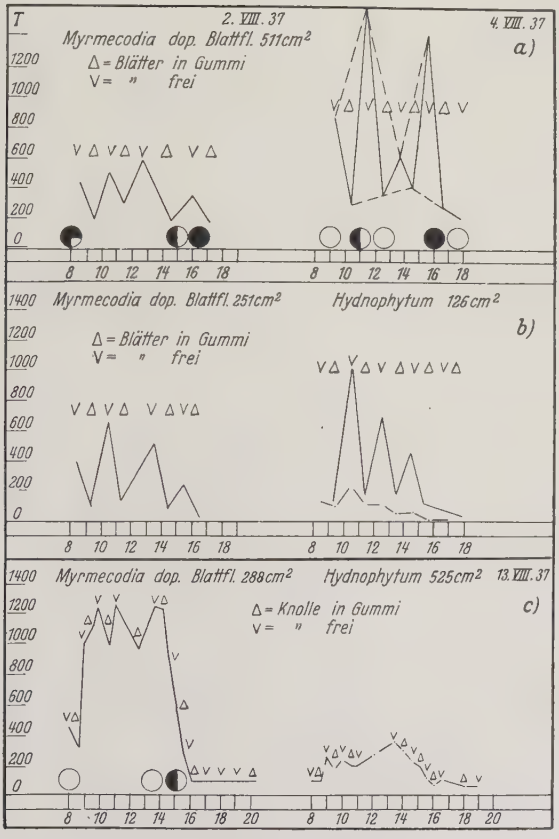

Fig. 16. Transpiration der Blätter und der Knolle, jede für sich allein. Abwechselnd Blätter oder Knolle mit einer Gummihülle abgeschlossen. T = Transpiration in mg/h. Siehe Text.

Höhlen in den Knollen der Transpiration dienen und ihre nach außen mündenden Löcher somit eine Art Dampfventile darstellen. Dies zeigte ein Versuch, bei dem die Öffnungen der Höhlen abwechselnd geschlossen und geöffnet wurden.

Über die Wirkungen des Windes auf die Transpiration sind große Meinungsverschiedenheiten vorhanden. Wiesner hat eine Steigerung der Transpiration um das 20fache festgestellt; Bernbeck hat gefunden, daß die Mehrzahl seiner Versuchspflanzen trotz der deut-

lichen Spaltenreaktion die Transpirationsrate im Wind nicht unter die bei Luftruhe gemessene herabsetzte. Der Wind kann aber durch Einwirkung auf die Spalten die Transpiration herabsetzen. Wrenger (1935, S. 310) teilt mit: „Auf die Oberfläche bezogen, hatten Pflanzen, die im Wind standen, eine stärkere Transpiration als die, die dauernd in unbewegter Luft waren. Wind von 1,85 m/sek. brachte bei 38 Arten eine Förderung hervor, bei Xeromorphen geringer als bei Mesomorphen. Die Transpirationssteigerung ist bei offenen Spalten größer als bei geschlossenen." Pflanzen, die im Wind aufgezogen worden waren, unterschieden sich bezüglich ihrer Beeinflußbarkeit durch den Wind kaum von in Ruhe aufgewachsenen.

Meine Versuche, die ich zu dieser Frage an ganzen Pflanzen angestellt habe, brachten ziemlich eindeutig eine Transpirationseinschränkung infolge von Stomataschluß beim Stundenversuch. Im kurzfristigen Versuch ist eine Abhängigkeit schwer feststellbar, da die Stomaregulation zu träge erfolgt. Die Windstärke wurde ähnlich wie in Java bemessen und betrug 2,5—3 m/sek. Sie wurde von einem Föhnapparat aus 2—3 m Entfernung erzeugt. *Hydnophytum* zeigte eine geringere Reaktionsfähigkeit. Was ergibt sich hieraus für die natürlichen Verhältnisse; treten hierdurch große Veränderungen der Transpiration am Standort ein? Legen wir die in der Natur herrschenden Windgeschwindigkeiten zugrunde und berücksichtigen, daß der Wind am Vormittag und Spätnachmittag unbedeutend ist, so erhalten wir wohl eine kleine Einschränkung der Tagestranspiration, die aber nicht ins Gewicht fällt, da die Einschränkung durch den Wind mit der durch die Stomata bedingten zusammenfällt. Burgerstein hat geäußert, daß der Land- und Seewind von starkem Einfluß wären. In Buitenzorg sind beide nach von Faber unbedeutend.

Ergebnisse von Versuchen, die den Einfluß des Lichtes auf die Transpiration feststellen sollten (die ganzen Pflanzen kamen abwechselnd $^1/_2$ Std. unter einen Dunkelsturz), haben gezeigt, daß die Stomataapertur im Verlauf des Versuches zusehends kleiner wurde. Zur Auslösung einer heftigen Schließbewegung war die Expositionszeit zu kurz. Bei langen Versuchsintervallen trat Spaltenschluß ein. *Myrmecodia* und *Hydnophytum* verhalten sich gleich. Man muß die starke Erhöhung der Transpiration im Licht wohl auch teilweise der erhöhten kutikulären Wasserabgabe, in erster Linie aber der Konvektion zuschreiben.

Seit den Versuchen Kamerlings ist man allgemein der Ansicht, daß die Epiphyten schwach transpirieren (Kostytschew S. 178). In drei Monaten verloren nach Kamerling epiphytische Orchideen 30—70 % ihres Wasservorrates. Dem würden, roh geschätzt, bei *Myrmecodia* 240 % und bei *Hydnophytum* 200 %

entsprechen. Leider sind die Versuche Kamerlings ohne genaue Angaben mitgeteilt, sie können daher zu quantitativen Vergleichen nicht herangezogen werden. Die Orchideen transpirieren allerdings sehr wenig (Tab. 4). Meine Versuche an den Myrmecodien ergaben bemerkenswert hohe Transpirationswerte, die aber je nach der Eigenart der untersuchten Pflanze sehr verschieden waren. Tabelle 4 gibt eine Zusammenstellung einiger Transpirationswerte. Die Transpiration der Myrmecodien ist demnach sehr beträchtlich und fällt aus der bisher bekannten Epiphytentranspiration heraus. Die Myrmecodien zeigen in vielen Stücken Ähnlichkeit mit den Sukkulenten. Diese erreichen bekanntlich schon bei sehr schwacher Verdunstung ihre höchste Transpiration, die sie alsdann beibehalten oder einschränken (Pisek & Cartellieri, 1932, S. 237). Ähnliches konnte ich auch bei beiden Myrmecodien feststellen, während *Hydnophytum* sich anders verhält.

Tabelle 4.

Werte der Flächentranspiration von Pflanzenblättern. Sonnenstandorte und annähernde Werte in Gramm/dcm² × Stunde während der Mittagszeit sonniger Tage.

(Z. T. nach Tabulae Biologicae, S. 602—618.)

Name	Bemerkung	Transpiration
Datura Stramonium	Mesophyt	0,472
Empetrum nigrum	Xerophyt	0,28—0,41
Vaccinium Vitis idaea	Xerophyt	0,300
Echinocactus Wisliceni	Sukkulent	0,084
Cereus triqueter	Sukkulent	0,0042
Asplenium nidus avis	Epiphyt	0,0084—0,146
Cymbidium bicolor	Epiphyt	0,0029—0,0066
Clusia mexicana	Sukkulent	0,16
Myrmecodia platytyrea	Epiphyt, Mesophyt	0,58
Myrmecodia echinata	Epiphyt, Mesophyt	0,59
Hydnophytum formicarium	Epiphyt, Xerophyt	0,26

Hartenburg hat zwei Pflanzengruppen des Regenwaldes in den Vordergrund gestellt: die Schattenpflanzen der Krautschicht mit ausgeglichener Wasserbilanz bei geringer Transpiration und die Sonnenpflanzen mit xerisch gefährdetem Wasserhaushalt. Die Gruppe der Myrmecodien bildet innerhalb der Epiphyten wohl den äußersten Flügel der Sonnenpflanzen. Hartenburg kommt (S. 690) zu dem Schluß, daß die Gesamttranspiration der

Sonnenpflanzen im Gewächshaus bis 50 % hinter der der natürlichen Standorte zurückbleibt, was durch die Schwächung der Insolation und des Luftaustausches bedingt sei. Ich halte dies für zu weitgehend. Aus den angeführten Gründen möchte ich die von mir beobachteten Werte der Transpiration eher als zu hoch annehmen. Den von Stocker (1937) herausgearbeiteten stabilen und labilen Typen innerhalb einer ökologischen Pflanzengruppe bin auch ich bei der vorliegenden Untersuchung begegnet. Ich habe schon wiederholt auf das unterschiedliche Verhalten von *Hydnophytum* und *Myrmecodia* hingewiesen. Die Angaben Stockers konnte ich zum Teil (besonders S. 372) wörtlich bestätigen. Infolge ihrer großen Wasserreserven gehören danach *Myrmecodia* und *Hydnophytum* dem stabilen Typ an, wobei aber *Myrmecodia* den stabil-lebhaften, *Hydnophytum* den stabil-trägen Typ darstellt. Doch ist man in keiner Weise berechtigt, einen dieser Typen als „schlechteren" zu bezeichnen. So hat z. B. Treub *Hydnophytum* nach dem äußeren Eindruck als den gegenüber den Myrmecodien weniger angepaßten Epiphyten betrachtet. Die Untersuchung hat aber gezeigt, daß es zwar auf „kleinerem Fuße" lebt, daß es aber bei einer Belastungsprobe durchaus im Vorteil sein würde.

Die Behauptung, daß die Epiphyten allgemein Pflanzen mit niedriger Transpiration sind, läßt sich nicht mehr aufrecht erhalten. Vielmehr umfassen sie verschiedene Typen, sowohl solche mit hoher, als solche mit sehr niedriger Transpiration. Die phanerogamen Epiphyten sind eigentlich nur xerophytische Pflanzen. Schimper hat bereits als Kennzeichen der Epiphyten angeführt, daß sie selbst unter Bedingungen, die für eine starke Wasserabgabe günstig sind, ganz außerordentlich niedrige Tageskurven liefern. Bei *Myrmecodia* und *Hydnophytum* habe ich ähnliches gefunden. Eine allgemein gültige Definition der Xerophyten wird um so weniger möglich sein, je mehr Untersuchungen vorliegen; denn immer werden sich anatomisch-morphologische Betrachtungen mit physiologischen Ergebnissen irgendwie überschneiden.

Das Lichtbedürfnis der Myrmecodien, das verschiedene Autoren hervorheben, scheint nicht vorhanden zu sein; wohl aber sind die Myrmecodien besser als andere Epiphyten in der Lage, eine größere Lichtfülle und die hiermit verbundene Verschärfung des Wasserhaushaltes zu ertragen. Die höchsten Transpirationswerte treten bei verhältnismäßig niedrigen Lichtstärken (zwischen 20000 und 40000 Lux) ein und liegen höher als die von Stocker

für Bäume gemessenen (8500—17000 Lux). Die vorliegende Untersuchung konnte die Angabe in Schimper-von Faber (S. 22) bestätigen, daß „die Epiphyten mit fleischigen Luftknollen sich in bezug auf ihren Wasserhaushalt sehr ungleich verhalten. Viele haben eine starke Verdunstung, können aber infolge großer Wasserreserven lange auskommen".

Abschnitt VIII.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Der Wasser- und Wärmehaushalt der epiphytischen Ameisenpflanzen *Myrmecodia platytyrea* Becc., *M. echinata* Gaud. und *Hydnophytum formicarium* Jack wurden in den Gewächshäusern der Botanischen Staatsanstalten in München während des Sommers 1937 untersucht.

2. Es konnte nachgewiesen werden, daß zwischen dem Klima im Gewächshaus und dem von Westjava, bis auf die Windverhältnisse, weitgehende Übereinstimmung herrscht.

3. Die epiphytischen Rubiaceengattungen *Myrmecodia* und *Hydnophytum* sind wahrscheinlich von terrestrischen Landpflanzen abzuleiten. Sie bilden eine Lebensgemeinschaft in der Gipfelregion der Bäume des Regenwaldes.

4. Durch die Aufzucht junger Myrmecodien in Nährlösung konnte nachgewiesen werden, daß die Myrmecodien in Ammoniak-Nährlösung bei gleichem pH besser gedeihen als in Nitrat-Nährlösung derselben Konzentration. Das Fehlen des Ammoniakstickstoffes hat die Ausbildung xeromorpher Eigenschaften zur Folge. Für die Myrmecodien ist hiermit der Beweis geliefert, daß sie wie die Orchideen und wahrscheinlich alle echten Epiphyten entsprechend der fehlenden Nitrifikation ihrer Standorte Ammoniakpflanzen sind.

5. Die Anatomie wurde im Rahmen dieser Arbeit nur für die Blätter besprochen. Xeromorphe Merkmale wurden bei *Hydnophytum* gegenüber *Myrmecodia*, also anatomische und morphologische Unterschiede zwischen ökologisch gleichwertigen Pflanzen festgestellt.

6. Die osmotischen Werte der untersuchten Pflanzen sind sehr niedrig; sie schwanken zwischen 1,7 und 8,2 Atmosphären. Ein Gefälle von der Wurzel zur Knolle und von den Blättern über den Stamm zur Knolle ist deutlich erkennbar. *Hydnophytum* zeigt höhere

osmotische Werte und besitzt auch die Fähigkeit zu deren Erhöhung in höherem Maße als *Myrmecodia platytyrea* und *M. echinata*. Auch diese Tatsache weist auf stärkere Xeromorphie von *Hydnophytum* hin. Die Saugkräfte sind den osmotischen Werten ähnlich.

7. Der Säuregrad des Substrates und der Pflanzen mit Ausnahme der Blätter bewegt sich um pH 4,5.

8. Die Prüfung der Wasseraufnahme durch die Blätter ergab, daß eine solche ökologisch keine Rolle spielen kann. Überraschenderweise ist sie aber bei *Hydnophytum* größer als bei *Myrmecodia*.

9. Die Wasseraufnahme durch oberirdische Organe ist nur dort bedeutend, wo besondere Organe dafür ausgebildet sind. Die bisher bekannten Myrmecodien (Spanner, 1938a, S. 283) haben an den Höhlenwänden der Knollen Warzen (die Lentizellen Treubs und die Hydathoden Miehes), die Wasser aufnehmen können. Außerdem sind auch an der Knollen- und Stammoberfläche von *Myrmecodia platytyrea*, *M. echinata*, *M. Antoinii* und anderen Arten solche Warzen ähnlich, aber kleiner ausgebildet. Durch Versuche gelang mir für die Myrmecodien der Nachweis, daß diese Organe Wasser und schwache Salzlösungen aufnehmen. Sie müssen daher als Hydropoten bezeichnet werden. *Hydnophytum* zeigt diese Erscheinung nicht. Es nimmt weniger Wasser auf, ist aber auch bei Wasserverknappung nicht wie *Myrmecodia platytyrea* und *M. echinata* der Gefahr einer zu starken Verdunstung durch die durchbrochene Knollenrinde ausgesetzt.

10. Die Spaltöffnungen von *Hydnophytum* unterscheiden sich in Ausbildung und Verhalten von denen der Myrmecodien. Die Stomataregulierung erfolgt bei *Hydnophytum* langsam, bei *Myrmecodia* schnell. Vielfach habe ich eine Übereinstimmung mit Stålfelt (1929) gefunden, besonders für das Verhalten der Stomata bei Nacht.

11. Die Blattemperaturen sind um 3—4° C höher als die umgebende Luft. Die *Hydnophytum*-Blätter zeigen meist eine höhere Temperatur als die von *Myrmecodia*.

12. Die Knollentemperaturen, die Anlaß zu verschiedenen Hypothesen gegeben haben (Spanner, 1938b), wurden durch Vergleichsmessungen mit anderen Pflanzen als normal nachgewiesen. Hiermit ist der alte Streit über die Bedeutung der Myrmecodienknolle endgültig entschieden. Die Kondensations-, Kühlisolatoren- und Atmungshypothese, über die ich an anderer Stelle (1938b) berichtet habe, müssen aufgegeben werden. Die Aufgabe der Knolle ist allein in der Wasserspeicherung zu suchen.

13. Die Bedeutung des Wassergewebes der Blätter wurde besprochen. Das Sättigungsdefizit der Blätter ist unbedeutend und ändert sich, wohl infolge der Wasservorräte in der Knolle, im Laufe des Tages wenig, was aus dem gleichen Verlauf der Kurven für die Flächen- und Frischgewichtstranspiration hervorgeht.

14. Die Bestimmung der Blattranspiration mit der Momentanmethode ergab große Unterschiede in den Transpirationsraten zwischen *Hydnophytum* und *Myrmecodia* entsprechend den Verschiedenheiten ihrer Blattanatomie. Im Transpirationsverhalten ist *Hydnophytum* ein stabiler, *Myrmecodia* ein labiler Typus.

15. Auch die Transpirationsversuche an ganzen Pflanzen haben gezeigt, daß *Hydnophytum* nur etwa $^1/_3$ der Maximalrate von *Myrmecodia* erreicht. Erstere Gattung verhält sich aber gleichmäßiger und erlangt durch größere Blattflächen in der Regel die gleiche Gesamttranspiration.

16. In den ersten 20 Minuten nach dem Abschneiden der Blätter fand bald ein Anstieg, bald ein Abfall der Blattranspiration statt. Bestimmte Gesetzmäßigkeiten dafür konnten aber gefunden werden.

17. Die kutikulare Transpiration beträgt ungefähr $^1/_5$ der Blatttranspiration.

18. Die Transpiration der Knollen ist mit $^1/_5$—$^1/_6$ an der Gesamttranspiration der Pflanzen beteiligt; die Transpiration der *Hydnophytum*-Knolle verhält sich zu der von *Myrmecodia* wie 1 : 2.

19. Bei meinen gesamten Untersuchungen hat sich gezeigt, daß sich *Myrmecodia* und *Hydnophytum* verschieden verhalten und auf ganz verschiedene Weise an die gleiche Umwelt angepaßt sind.

Es ist mir ein Bedürfnis, an dieser Stelle Herrn Professor von Faber für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für die Förderung und Ratschläge, die er mir zuteil werden ließ, zu danken. Dank schulde ich auch Herrn Garteninspetor Jerg für seine unübertrefflichen Myrmecodienkulturen.

München, Pflanzenphysiologisches Institut der Botanischen Staatsanstalten, den 1. November 1938.

Erwähnte Literatur.

1929. Arland, A., Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **47**, S. 474.

1924. Bernbeck, O., Wind und Pflanze. Flora, **17**, S. 293.

1933. Blum, G., Osmotische Untersuchungen in Java I. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., **43**, S. 550.
1904. Burgerstein, A., Die Transpiration der Pflanzen. Jena.
1912. Delf, M., Transpiration in succulent plants. Annals of Botany, **26**, S. 409.
1918. Drude, O., Licht- und Wärmestrahlung als ökologische Standortsfaktoren. Flora, N. F., **12**, S. 227.
1935. Schimper-von Faber, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 3. Auflage, Jena.
1926. Fitting, H., Die ökologische Morphologie der Pflanzen im Lichte neuerer physiologischer und pflanzengeographischer Forschungen. Jena.
1937. Gäumann, E. & Jaag, O., Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Reaktionsgeschwindigkeit der Spaltöffnungen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **55**, S. 236.
1918. Harris, J. A., On the osmotic concentration of the tissue fluids of phanerogamic epiphytes. Americ. Journ. of Botany, **5**, S. 490.
1937. Hartenburg, W., Der Wasser- und Kohlensäurehaushalt tropischer Regenwaldpflanzen in sommerlicher Gewächshauskultur. Jahrb. f. wiss. Bot., **85**, S. 741.
1937. Härtel, O., Über den Wasserhaushalt von *Viscum album*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **55**. S. 310.
1907. Holtermann, K., Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig.
1935. Huber, B., Der Wärmehaushalt der Pflanzen. Freising.
1939. Kalchschmid, E., Beiträge zur Biologie der *Myrmecodia*. Dissertation, München.
1913. Kamerling, Z., De verdamping van epiphyte Orchideen. Natuurk. Tijdschr. Ned. Indie, **71**, S. 54.
1930. Kerl, H. W., Beitrag zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen. Planta, **9**, S. 407.
1932. Kolkwitz, R., Urwald und Epiphyten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **50**, S. 110.
1895. Karsten, G., Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Annales d. Jard. Bot. d. Buitenzorg, **12**, S. 165.
1931. Kostytschew, S., Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin.
1935. Krause, H., Beiträge zur Kenntnis der Wasseraufnahme durch oberirdische Pflanzenorgane. Österr. Bot. Zeitschr., **84**, S. 241.
1898. Massart, J., Les végétaux éphiphylles. Annales d. Jard. Bot. d. Buitenzorg, **13**, 2. Suppl., S. 103.
1937. Marthaler, H., Die Stickstoffernährung der Ruderalpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., **85**, S. 76.
1911. Miehe, H., Javanische Studien. Abh. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., **4**, S. 299.
1931. Pisek, A. & Cartellieri, E., Zur Kenntnis des Wasserhaushalts der Pflanzen. I. Sonnenpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., **75**, S. 195.
1904. Rettig, E., Ameisenpflanzen und Pflanzenameisen. Jena.
1931. Schratz, E., Vergleichende Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Pflanzen im Trockengebiet des südlichen Arizona. Jahrb. f. wiss. Bot., **74**, S. 153.
1932. Schratz, E. & Fritsche, G., Über die Bedeutung pflanzlicher Temperaturmessungen bei Transpirationsuntersuchungen am Standort. Beihefte z. Botan. Zentralblatt, Abtlg. A, **49**, S. 438.
1913. Senn, G., Der osmotische Druck einiger Epiphyten und Parasiten. Verhandl. d. Naturforsch. Gesellsch. Basel, **24**, S. 179.
1927. Sierp, H. & Seybold, A., Untersuchungen zur Physik der Transpiration. Planta, **3**, S. 115.

1938a. Spanner, L., Ein Beitrag zur Morphologie einiger Myrmecodien. Beihefte z. Bot. Zentralbl., Abtlg. A, **58**, Heft 3, S. 267.

1938b. — —, Das Problem der epiphytischen und von Ameisen bewohnten Knollen der Myrmecodien. Zeitschr. f. d. ges. Naturw., **4**, Heft 4, S. 131.

1929. Stälfelt, M. G., Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktion von der Wasserbilanz. Planta, **8**, S. 282.

1932. — —, Der stomatäre Regulator in der pflanzlichen Transpiration. Planta, **17**, S. 22.

1935. Stocker, O., Ein Beitrag zur Transpirationsgröße im javanischen Regenwald. Jahrb. f. wiss. Bot., **81**, S. 464.

1937. — —, Über die Beziehungen zwischen Wasser- und Assimilationshaushalt. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., **55**, S. 370.

1883. Treub, M., Sur le *Myrmecodia echinata* Gaudich. Annales d. Jard. Bot. d. Buitenzorg, **3**, S. 129.

1931. Walter, H., Die Hydratur der Pflanze. Jena.

1933. Welten, M., Physiologische und ökologische Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Pflanzen unter besonderer Berücksichtigung der Wasserabgabewiderstände. Planta, **20**, S. 45.

1924. Wetzel, K., Wasseraufnahme der höheren Pflanzen gemäßigter Klimate durch oberirdische Organe. Flora, N. F., **17**, S. 221.

1894. Wiesner, J., Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, I, **103**, S. 22.

1935. Wrenger, M., Über den Einfluß des Windes auf die Transpiration der Pflanzen. Zeitschr. f. Botanik, **29**, S. 257.

Lebenslauf

Ich wurde am 14. Januar 1914 in München geboren; besuchte dort die Volksschule und das Theresien-Gymnasium, das ich Ostern 1933 absolvierte. Vom Sommerhalbjahr 1933 bis zum Winterhalbjahr 1936/37 studierte ich an der Universität München Naturwissenschaften. Ich hörte Vorlesungen und besuchte Praktika in Botanik, Chemie, Zoologie, Physik, Geologie, Geographie und Mineralogie. 1937 bestand ich den 1. und 1938, nach Ablegung des Seminarjahres, den 2. Teil des Lehramtsexamens. Seit 1. Mai 1938 bin ich als Studienassessor für Chemie, Biologie und Erdkunde an Münchener Schulen tätig. An meiner Dissertationsarbeit arbeitete ich von März 1937 bis Oktober 1938.

München, den 2. II. 1939.